Tanymastix Lacunae (Guérin) aus dem Eichener See (südl. Schwarzwald)

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen philosophischen Fakultät der Universität Basel

vorgelegt von

Robert T. Müller

aus Basel und Siblingen (Kt. Schaffhausen)

Druck von R. Oldenbourg in München 1918

Sonderabdruck aus „Zeitschrift für Biologie“, Bd. 69

Tanymastix Lacunae (Guérin) aus dem Eichener See (südl. Schwarzwald)

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen philosophischen Fakultät der Universität Basel

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

vorgelegt von

Robert T. Müller

aus Basel und Siblingen (Kt. Schaffhausen)

Druck von R. Oldenbourg in München 1918

Genehmigt von der mathematisch-naturwissenschaftlichen Abteilung der philosophischen Fakultät auf Antrag der Herren Professoren Dr. F. Zschokke und Dr. G. Senn.

Basel, den 15. Dezember 1917.

Professor G. Senn,
Dekan.

A. Vorwort.

Die vorliegende Arbeit ist auf Anregung von Herrn Prof. Dr. F. Zschokke in der Zoologischen Anstalt der Universität Basel vom Herbst 1913 bis zum Sommer 1917 entstanden. Vielfache Unterbrechungen durch den Militärdienst haben ihren Abschluß bedeutend verzögert. Der ursprüngliche Plan, eine faunistisch-biologische Untersuchung über den Eichener See durchzuführen, wurde im Laufe der Arbeit aufgegeben, da bei einer biologischen Betrachtung aller im Eichener See vorkommenden Tiere der interessanteste Vertreter der Fauna, Tanymastix lacunae, zu kurz gekommen wäre, und außerdem das Gesamtbild an Einheitlichkeit verloren hätte. So entstand die Absicht, ein Bild der Biologie von T. zu entwerfen. Das Bild ist fertig. Mögen diejenigen, die es betrachten, dieselbe Freude verspüren, die mir die Arbeit erleichtert hat. Vieles von dem, was ich glaube gefunden zu haben, wird vielleicht vergehen. Wenn nur einiges sich als fester Baustein in das Gebäude der Wissenschaft einfügt, bin ich zufrieden.

Ich habe den Eichener See in den Jahren 1913—1916 22mal aufgesucht. In der Trockenzeit holte ich mir dort Erde und Moos, die zur Aufzucht von Tanymastix, überhaupt zur Gewinnung der Eier des Phyllopoden dienten. Hatte der See sich mit Wasser gefüllt, so erbeutete ich mit Dredsche und Planktonnetz lebendes

Material. Näheres über Transport und Zucht weiter unten. Es bleibt mir hier nur übrig, eine kurze Disposition der eigentlichen Arbeit voranzuschicken.

Disposition.

A. Vorwort.
B. Einleitung S. 5.
C. Spezieller Teil:
1. Allgemeines über Systematik, Lebensweise, Herkunft, Feinde usw. S. 6,
2. Züchtung S. 10,
3. Schwimmbewegung S. 13,
4. Tropismen S. 30,
5. Abhängigkeit der Ruderbewegungen von äußeren Umständen S. 55,
6. Fortpflanzung S. 91,
7. Die ökologischen Bedingungen für das Vorkommen von T. S. 120.
D. Zusammenfassung der Resultate S. 126.
E. Literaturverzeichnis S. 131.

Mit Freuden erfülle ich nun die angenehme Pflicht, allen denjenigen zu danken, die mir ihre Mithilfe in dieser oder jener Beziehung haben zuteil werden lassen. In erster Linie danke ich meinem verehrten Meister in der Hydrobiologie, Herrn Prof. Dr. F. Zschokke, für seinen nie versagten Rat und seine Unermüdlichkeit, mit der er, wo immer sich ihm Gelegenheit bot, meine Arbeit förderte. Nicht vergessen möchte ich ferner die Herren stud. phil. Karl Frey in Basel, dessen tatkräftige Hilfe mir bei der Anfertigung der Figuren zugute kam, Herrn Dr. F. Heinis in Basel, dem ich die Bestimmung der Protozoen, Rotatorien und Tardigraden des Eichener Sees verdanke, Herrn cand. phil. Hans Kreis in Basel, der den größten Teil meiner Fänge durchsuchte und durchbestimmte, Herrn Dr. R. Menzel in Basel, der außer durch die Bestimmung der Nematoden durch sein reges Interesse, das er stets meiner Arbeit entgegenbrachte, den Gang derselben förderte, und Herrn Dr. E. Piguet in Neuenburg, der die Oligochaeten untersuchte. Ihnen allen sei auch hier mein herzlicher Dank ausgesprochen.

B. Einleitung.

Den biologischen Betrachtungen über Tanymastix lacunae möchte ich eine kleine Charakteristik des Fundorts und seiner Bewohner vorausschicken[1]):

Der Eichener See in der Nähe des Städtchens Schopfheim i. W., auf der Höhe des Dinkelberges, 436,8 m ü. M. gelegen, stellt eine grasbewachsene Mulde, wohl eine alte Doline dar. Nach langen Regenperioden, hauptsächlich im Frühjahr sickert Wasser aus dem verkarsteten Boden hervor und füllt das Seebecken einige Meter hoch an. Die Dauer der Wasseransammlung schwankt zwischen wenigen Tagen und 9 Monaten. Näheres bei F. Knierer (71—73). Die Temperatur des Wassers kann bis zur Eisbildung sinken, anderseits aber auch über 20° C ansteigen. Temperaturen über 15° werden meist nur gegen Ende einer Seeperiode erreicht. Während der Trockenzeit wachsen Gras und Wiesenkräuter auf dem Seeboden. Wasserpflanzen fehlen vollkommen. Am Ostrand findet sich im Schatten eines schmalen Waldstreifens eine reichliche Moosflora. Sie breitet sich vor dem Auftreten des Sees über den größten Teil des Seebodens aus.

Die Fauna des Eichener Sees spiegelt deutlich die Eigenschaften des Gewässers wieder. Sie ist vor allem reich an Arten, die im Trockenzustand die wasserlose Zeit überdauern, oder sich ins Moos oder in den Boden flüchten können. So wurden 30 Rhizopoden. 10 Ciliaten, 15 Rotatorien und eine ganze Anzahl von Nematoden und Tardigraden gefunden. Außerdem bevölkern eine Unmenge von Insektenlarven, 12 Arten angehörend, das Wasser. Hauptsächlich am Ende der Seeperiode traten in dem warmen Wasser ungeheure Schwärme von Chironomiden- und Culicidenlarven auf, so daß oft das Ufer mit einem breiten Streifen von Larvenhäuten bedeckt war. An Crustaceen finden sich Tanymastix lacunae (Guérin), Cypris virens (Jurine) und Cyclops strenuus (Fischer) durch zahlreiche Individuen vertreten, äußerst spärlich auch Herpetocypris strigata (O. F. M.). Häufig findet

1) Eine ausführliche Arbeit über Orographie, Hydrographie und Faunistik des Eichener Sees wird demnächst in der »Revue Suisse de Zoologie« erscheinen.

man auch Eier und Kaulquappen von Fröschen, Kröten und Unken.

Zur Verderbnis des Seewassers tragen bei die Überreste der ertrunkenen Landfauna, hauptsächlich die faulenden Leiber von Nacktschnecken und Regenwürmern. Ihr Einfluß wird zurückgedrängt durch die Tätigkeit der Detritusfresser. Hauptsächlich Cypris virens spielt eine bedeutende Rolle als Teichreiniger.

C. Spezieller Teil.

1. Allgemeines über Tanymastix lacunae (Guérin).

Die systematische Stellung von Tanymastix möchte ich durch folgende Tabelle nach Daday (34) festlegen:

- **Phyllopoda**
  - Cladocera
  - **Branchiopoda**
    - **Anostraca**
      - Polyartemiidae,
      - Branchinectidae,
      - Chirocephalidae,
      - **Branchipodidae,**
      - Streptocephalidae
    - Conchostraca
    - Notostraca

- **Branchipodidae**
  - Paratemiinae
  - **Branchipodinae**
    - Branchipodopsis,
    - Branchipus,
    - **Tanymastix.**

Es ist das Verdienst Dadays (34), endlich eine Grundlage für die Systematik der Branchiopoden geschaffen zu haben und es erscheint unbegreiflich, wenn Gurney (52) glaubt, es sei seine Pflicht, den von Linné (78, 79) ganz ungenügend beschriebenen Cancer stagnalis für die Wissenschaft zu retten. Das Vorkommen von Tanymastix in Schweden beweist noch lange nicht, daß Cancer stagnalis und T. lacunae identisch seien. Darum lasse man dem Schäfferschen (109/10) Apus pisciformis die Bezeichnung, die ihm Linné gegeben hat, lasse auch Tanymastix den Namen Lacunae (Guérin) (51) und grabe nicht Spitzfindigkeiten aus, wo endlich einmal reiner Tisch gemacht worden ist.

Bezüglich der Anatomie und Entwicklung verweise ich auf die Arbeiten von A. u. F. Brauer, C. Claus, Dybowski, Grube und Nitsche über Branchipus und diejenigen von Baird, Daday und Guérin über Tanymastix (5, 20/23, 29/32, 33/34, 37, 50, 51).

T. lacunae ist ein zentraleuropäisches Tier. Sein Hauptverbreitungsgebiet ist Frankreich, ferner wurde er gefunden in Ungarn und Schweden [s. Lilljeborg (77), Gurney (52) und Daday (33/34)]. Die Schweiz und Süddeutschland hat die Spezies wohl von Westen her besiedelt [s. Gräter (46/47) und Zschokke (120)].

Die nächsten Verwandten von T. lacunae, T. perrieri und affinis finden sich in Nordafrika. T. lacunae scheint gewissermaßen ein Sproß des Genus Tanymastix zu sein, der, weiter nach Norden vordringend, sich an niedrigere Temperaturen angepaßt hat.

F. Brauer (23) ordnet die Phyllopoden in zwei Gruppen ein:

1. Formen, deren Eier eine sehr starke Austrocknung ertragen und nach ausgiebigen Regengüssen im Sommer und Herbst zur Entwicklung gelangen, wenn die Lachen warm sind (bis 20° C), und die beim Optimum in 8 bis 14 Tagen ihre vollständige Ausbildung erfahren;

2. Formen, deren Eier keine starke Austrocknung ertragen, und die nur auf schwarzem Moorgrund vorkommen. Optimum 13° C. Auftreten im ersten Frühjahr nach dem Einfrieren und Wiederauftauen des Bodens.

Gräter (46) reiht T. lacunae unter die Warmwasserformen ein. Nun ertragen aber die Eier nach meinen Erfahrungen keine starke Austrocknung, die Entwicklung geht nur unterhalb 16° richtig vonstatten, und das Auftreten ist fast ganz auf das erste Frühjahr beschränkt. Anderseits können die Eier nur durch Austrocknen, nicht aber durch Einfrieren, zur Entwicklung gebracht werden. T. scheint also zwischen den beiden Brauerschen Gruppen zu stehen. Ähnliche Übergänge bilden Formen, die eigentlich der ersten Gruppe angehören, aber auch mit Formen der zweiten Gruppe auftreten, weil bei ihnen das Eintrocknen durch Einfrieren ersetzt werden kann.

Nach Brauer schwimmen die Eier der ersten Gruppe nach dem Übergießen mit Wasser an der Oberfläche und entwickeln sich dort. Viele der Eier von T. schwimmen auch an der Wasserfläche. Solche »Schwimmeier« entwickeln sich aber nicht. Ähnliches geht auch aus Spangenbergs (11) Versuchen hervor.

Nach E. Wolf (115) sollen bei Branchipus außer den Eiern noch andere Dauerstadien vorkommen, indem nämlich Nauplien von etwa 4 Tagen imstande sein sollten, bei Eintrocknungsgefahr eine Hülle zu bilden und in dieser die Trockenheit zu überdauern. Ich wiederholte mit Larven von T. die Wolfschen Versuche mehrmals, mußte mich aber mit einem negativen Resultat zufrieden geben. Nirgends fand ich etwas, das einem Dauerstadium hätte gleichen können. Ich halte es nicht für ausgeschlossen, daß Wolf sich getäuscht hat. Übergießt man Erde, welche T.-Eier enthält

mit Wasser, so entschlüpfen den Eiern in etwa 24 Std. die Nauplien. Diejenigen Eier, die tief in der übergossenen Erde stecken, bleiben verschlossen. Andere, mehr an der Oberfläche gelegene, öffnen sich zwar und die Nauplien treten, umhüllt von der Embryonalhülle, zwischen den Schalenhälften hervor. Aber sie werfen die Hülle nicht ab. Dieselbe bleibt zumeist mit ihrer hinteren Hälfte im Ei drin stecken. Läßt man nun das Material eintrocknen und übergießt es zum zweitenmal mit Wasser, so können sich solche Eier zum zweitenmal öffnen. Dann entschlüpfen ihnen aber oft Tiere, die nicht nur 3 Extremitäten besitzen, sondern schon mehrere weitere angelegt haben. Solche Tiere dürfte Wolf vor sich gehabt haben.

Wie oben erwähnt ertragen die Eier von T. keine vollständige Austrocknung. Im Eichener See sind sie davor hinreichend geschützt durch eine Schicht zerfallenen Mooses und das Gras, das während der Trockenzeit üppig gedeiht. Ohne Befeuchtung bei Zimmertemperatur liegen gelassen verlieren die Eier in wenigen Monaten die Entwicklungsfähigkeit vollkommen. Feuchtete ich das Material nur wenig an, so daß der Graswuchs darauf zugrunde ging, so lieferten die darin enthaltenen Eier nach einem halben Jahre zwar noch Tiere; diese aber waren klein und ihre Eier konnte ich nicht zur Entwicklung bringen.

Die jungen Tiere sind am Anfang ihres Lebens positiv phototaktisch. Dies ist um so wichtiger, als während der ersten Lebenstage die Bewegung der Ruderantennen noch häufig stockt. Die Zeit bis zur Geschlechtsreife beträgt bei 15° etwa 14 Tage, bei 4° C etwa 4 Wochen. Im Eichener See geht die Entwicklung um so ungestörter vonstatten, als der größte Feind des Phyllopoden, Cypris virens, zu seiner Entwicklung die doppelte Zeit beansprucht. Die Entwicklung von T. verläuft am besten zwischen etwa 9 und 16° C. Oberhalb 16° gehen die jungen Tiere rasch ein, unterhalb 8° nimmt die Sterblichkeit mit sinkender Temperatur zu. Temperaturen unterhalb 9° und oberhalb 16° fliehen die Tiere. Am 4. April 1916 betrug die Temperatur in der Mitte des Sees 14,5°, am flachen Ufer 17,5 ° C. Diesen warmen Rand mieden die Tiere. Ich konnte mit dem Thermometer in der Hand die Grenze

zwischen der bevölkerten und der unbevölkerten Region verfolgen und fand überall 16° C.

Unterhalb 9° C sind die Tiere, wie das Experiment zeigt, positiv thermotaktisch. Wird der See bis zur Eisbildung abgekühlt, so sammeln sich die Tiere am Grunde an, nicht nur weil dort das Wasser wärmer wäre (nur an der Oberfläche kühlt sich das Wasser unter 4° C ab), sondern weil bei der tiefen Temperatur die Bewegungen so langsam vor sich gehen, daß sie nicht im Stande sind, die Tiere zu tragen.

Gräter (46) fand deshalb im zugefrorenen See keine Tiere und hielt die Spezies für eine Warmwasserform. Auf die Lage des Temperaturoptimums werde ich später eingehen.

Die Tiere schwimmen meist auf dem Rücken. Nicht selten sieht man sie auch Bauch abwärts im Schlamme wühlen. Mc. Ginnis, Pearse (86, 97) und andere hielten die Rückenlage für eine photopathische Erscheinung. Ich werde später zeigen, daß sie die Folge der Massenverteilung im Körper der Tiere ist. Allerdings ist es möglich, die Tiere zu veranlassen, dem Lichte die Ventralseite zuzukehren. Dieser Phototropismus tritt aber nur unter abnormen Umständen ein. Unter normalen Bedingungen ist T. nicht phototaktisch. Anders oberhalb 16° oder im fauligen Wasser. Hier zeigt er immer die Tendenz, dem Lichte die Ventralseite zuzukehren und auf das Licht zuzuschwimmen. Sogar im Eichener See konnte ich 1914, nachdem infolge hoher Temperatur das Wasser jauchig geworden war, Ansammlung auf der Südseite bemerken. Dort gingen die Tiere dann zugrunde. Auch Cyclops und Cypris nahmen ab, und der See brachte nichts mehr hervor als eine zahlreiche Mückenbrut.

So wird im Eichener See häufig die Lebensdauer von T., die normalerweise etwa 4 Monate beträgt, verkürzt.

Mit dem Alter wird die Körperform der Tiere immer mehr ausgeprägt. Die Körpergröße erreicht das Maximum (W. 20, M. 22 mm). Die Segmentgrenzen verschärfen sich. Das Eisäckchen nimmt an Größe zu. Alle zwei Tage findet eine Eiablage statt. Darauf folgt die Begattung und Neufüllung des Eisäckchens so schnell, daß man im Freileben nie unbegattete Weibchen (mit

ungefüllten Eisäckchen) antrifft. Die Zahl der Eier schwankt zwischen 122 und 230, um einen Mittelwert von 170 Stück pro Gelege. Daraus berechne ich pro Weibchen eine Produktivität von 17000 Eiern. Die frisch abgelegten Eier müssen noch mindestens einen Monat im Wasser liegen bleiben, bis sie die Austrocknung ertragen können. Dann aber genügt eine Trockenzeit von wenigen Tagen, um die Entwicklung zu veranlassen.

2. Die Züchtung.

Bevor ich zur Analyse einiger biologischer Erscheinungen übergehe, möchte ich in den nachfolgenden Ausführungen die Erfahrungen niederlegen, die ich im Laufe meiner Untersuchungen bezüglich der Aufzucht von T. gesammelt habe. Mein Ausgangsmaterial war gewöhnlich Erde vom Eichener See oder lebende Tiere von dort. Der Transport schadet den Tieren sehr und die meisten gehen zugrunde, wenn nicht ständig frische Luft in das Transportgefäß eingepumpt wird. Dadurch wird nicht nur für neuen Sauerstoff gesorgt, sondern durch die vom Luftstrom hervorgebrachte Verdunstung wird die Temperatur ziemlich herabgedrückt. Gleichwohl stieg sie oft bis auf 18° C und höher, und ich war genötigt, Eis in das Gefäß einzulegen, um die Tiere in gutem Zustand nach Hause zu bringen. Oft konnte ich auf diese Weise die Mehrzahl der Tiere am Leben erhalten, aber in den nächsten Tagen starb dann der größte Teil von ihnen, trotzdem die Temperatur in den Zuchtgefäßen unterhalb 16° blieb, an den Folgen des Transportes. Namentlich nachts gingen eine große Zahl Tiere ein. Nun hatte ich bemerkt, daß das Licht eine stark erregende Wirkung auf die Tiere ausübt, indem dieselben dadurch veranlaßt wurden, lebhaft herumzuschwimmen. Teilweise konnte ich auch die Erregung an der beschleunigten Bewegung der Schwimmfüße konstatieren. Weil nun die Schwimmfüße zugleich die Atmungsorgane der Branchiopoden darstellen, so läßt sich schließen, daß im Lichte die Versorgung des Tieres mit Sauerstoff eine bessere sein wird als in der Dunkelheit. Gleichzeitig wird durch die ständige Bewegung der Stoffumsatz im Körper beschleunigt. Eine Anregung des Stoffwechsels muß aber einem durch Sauerstoffmangel geschädigten Organismus die Verarbeitung und Ausscheidung der Produkte der unvollständigen Oxydation erleichtern. Ich brachte darum meine Tiere, sobald ich von der Exkursion zurückgekehrt war, in flache Schalen, legte einige Exemplare von Elodea canadensis hinein und beleuchtete die Gefäße von oben her mit einer möglichst nahe herangebrachten Metallfadenlampe zu 100 Kerzen. Die Glasgefäße selbst stellte ich der besseren Durchleuchtung wegen auf weißes Papier. Mit dieser Methode gelang es, die Tiere über die erste verderbliche Nacht hinüberzuretten, und sie konnten nun, wenn sie nur nicht in allzu großer Zahl beisammen waren, auch ohne die nächtliche Beleuchtung am Leben erhalten werden. Während ohne die Anwendung des Lichts und der Sauerstoff liefernden Elodea oft bloß 5% der Tiere am Leben blieben, ging seit Anwen-

dung der neuen Methode meist kein einziges Tier in der ersten Nacht zugrunde. Mit Vorteil verwendete ich auch die Durchlüftung mittels des Wasserstrahlgebläses.

Nun zur Aufzucht aus Eiern. Sie ließ sich am leichtesten bewerkstelligen durch Anwendung von Erde vom Eichener See. Bringt man kleine Stücke davon in Glasschalen von etwa 7 cm Höhe und füllt Wasser auf, so daß das Material davon etwa 3 cm hoch bedeckt ist, so entschlüpfen den Eiern in den nächsten 24 bis 30 Stunden die meisten der Nauplien, vorausgesetzt, daß die Erde nicht zu trocken aufbewahrt wurde. Am Lichte bildet sich auf den Erdstücken bald eine Algenflora, und das Wasser färbt sich grünlich. Diese Algen dienen den Tieren zur Nahrung. Erfolgreich suchte ich die Algenbildung dadurch zu beschleunigen, daß ich von Algen grün gefärbtes Aquarien- oder Teichwasser hinzugoß. War kein solches zu finden, so preßte ich einige Watten von Riccia fluitans leicht zwischen den Fingern aus und verwendete das abfließende grüne Wasser als Futter für meine Tiere.

Es empfiehlt sich, in den Zuchten die bald auftretende Cypris virens durch Herausfischen fernzuhalten. Eine kleine Anzahl Cypriden schadet nichts, im Gegenteil trägt sie zur Reinhaltung der Zuchtgefäße wesentlich bei. Meine Zuchten hatten den meisten Erfolg dann, wenn die Temperatur dauernd etwa 10° betrug. Bei höherer Temperatur ist die Gefahr, zufällig über die Grenze von 16° zu gelangen, größer. In normalen Zuchten schwimmen die Tiere wie im Freien munter umher. Sind aber die Bedingungen für das Fortleben der Tiere ungünstig geworden, so äußert sich das sofort darin, daß die Krebse beginnen, sich an der Lichtseite anzusammeln. Dies tritt namentlich bei Fäulnis und zu hoher Temperatur ein, aber auch dann, wenn die Zuchtgefäße angestoßen werden und die Tiere gewissermaßen »erschrecken«.

Ausgewachsene Tiere können Temperaturen, die wenig über 16° liegen, einige Zeit ertragen, namentlich dann, wenn die Temperatur in den Zuchtgefäßen schon vorher längere Zeit nahe bei 16° war. Dies Verhalten ist wahrscheinlich auf eine Art Anpassung an die höhere Temperatur zurückzuführen, wie sie Trausche (112) für Daphnia nachgewiesen hat. Längerer Aufenthalt in dem Temperaturgebiet über 16° schädigt aber auch die erwachsenen Tiere tödlich, während z. B. Abkühlung auf 5° und darunter sehr leicht ertragen wird. Abkühlung bringt in den Organismen eben nur den Stillstand oder eine Verlangsamung gewisser physiologischer Vorgänge hervor, während bei allzu großer Temperaturerhöhung die Abbauprodukte sich im Körper anhäufen und den Tod herbeiführen (s. Winterstein 114).

Im Laufe meiner Untersuchungen war ich mehrfach genötigt, eine bestimmte Anzahl von Eiern unter Wasser zu bringen. Diese Aufgabe ist mit Schwierigkeit verbunden, weil alle trockenen Eier von T. spezifisch leichter sind als Wasser. Ich erreichte meinen Zweck aber auf verschiedene Weise. So versuchte ich die Eier mit Eiweiß auf Glasplatten aufzukleben. Bei dieser Methode lösten sich aber immer einige Eier von ihrer Unterlage wieder ab. Besser erreichte ich meinen Zweck dadurch, daß ich die Eier mit Gummi arab. auf Filtrierpapier aufklebte und das Papier mit der beklebten Seite nach unten auf einen kleinen Glasdreifuß und mit diesem ins Wasser stellte.

In diesen beiden Fällen entwickelten sich die Eier aber nur dann, wenn ich entweder den Boden des Zuchtgefäßes mit einer Schicht Erde bedeckte oder zum Bewässern der Eier nicht Leitungswasser, sondern Fluß- oder Aquarienwasser nahm. Auf eine dritte Art endlich war es mir noch möglich, eine bestimmte Anzahl von Eiern zur Entwicklung zu bringen, nämlich dadurch, daß ich die Eier mitsamt dem Schlamm, der sich in den Zuchtgefäßen am Boden absetzt, auf Filtrierpapier ausbreitete und eintrocknen ließ. Nach dem Trocknen konnte ich die Eier bequem zählen und ein entsprechendes Stück von dem Papier abschneiden. In diesem Fall entwickelten sich die Eier auch dann, wenn sie mit Leitungswasser übergossen wurden, besser aber mit Flußwasser. Sodann gelang es mir, schon getrocknete Eier auch dadurch zur Entwicklung zu bringen, daß ich sie wieder benetzte und mit Lehm zu einem dünnen Teig anrührte, diesen auf Filtrierpapier strich und nach erneutem Trocknen unter Wasser brachte. Eine letzte Art endlich, nach der ich verfuhr, bestand darin, daß ich im Wasser eine horizontale Glasplatte anbrachte, die Eier mit einer Pipette darunter spritzte und so am Aufsteigen an die Oberfläche verhinderte. Nachdem die Eier einige Zeit lang durch die Glasplatte unter Wasser gehalten worden, sank gewöhnlich ein Teil davon auf den Boden des Gefäßes hinab und entwickelte sich dort.

Um die Temperatur in den Zuchtgefäßen dauernd unter 16° zu halten, ließ ich sie von Leitungswasser umspülen. Das Wasser der Basler Leitung weist im Minimum etwa 9° C auf. Im heißen Sommer kann seine Temperatur bis auf 16° ansteigen. So hohe Temperaturen sind ja nun allerdings den Tieren nicht direkt schädlich, aber sie begünstigen das Verschimmeln der Kulturen, besonders da, wo aus irgendwelchen Gründen vom Besetzen der Gläser mit Wasserpflanzen abgesehen werden muß. Auf junge Tiere scheinen Wasserpflanzen überhaupt mit Ausnahme der Algen ungünstig zu wirken, so daß ich mich meist begnügte, für eine ausgiebige Algenflora zu sorgen. Das kann dadurch geschehen, daß man, wie oben bemerkt, Algen enthaltendes Wasser hinzugießt, und zwar in solcher Menge, daß die Tiere die Algen nicht alle auffressen, oder daß man die Gläser vor dem Gebrauch mit Wasserpflanzen, Erde und Wasser gefüllt an der Sonne stehen läßt. Auf diese Weise wird ein Algenbelag an den Wänden erzeugt, der den Tieren nicht zum Opfer fällt.

In der Gefangenschaft erreichten die Tiere nie die Größe der Freilebenden. Ob die Größe der Gefäße eine Rolle spielt, kann ich nicht bestimmt verneinen. Hingegen habe ich oft in sehr kleinen Gefäßen größere Tiere erhalten als in den größten der verwendeten Aquarien. Tiere von mehr als 20 mm Länge waren in meinen Zuchten nur äußerst selten zu finden. Die Verhältnisse in der Gefangenschaft sind ja so wesentlich andere als in der freien Natur, daß wir gar nicht erwarten dürfen, Tiere von gleich gutem Aussehen wie unter den natürlichen Bedingungen zu erhalten. Schon die Nahrung dürfte in ihrer Menge und Zusammensetzung gar nicht derjenigen entsprechen, die den Tieren im Eichener See zur Verfügung steht. Wie ungünstig die künstlichen Verhältnisse sind, geht auch daraus hervor, daß die Lebensdauer vieler künstlich aufgezogener Tiere nur 1—2 Monate betrug und nur in Einzelfällen bis auf 4 Monate stieg.

Die Größe der Eier zeigte hingegen in der Gefangenschaft keine Abnahme, nur wurden in den einzelnen Bildungsperioden viel weniger Eier hervorgebracht. Oft zählte ich in den Eisäckchen künstlich aufgezogener Weibchen nur 40, 20 oder noch weniger Eier, in einzelnen Fällen gar nur deren 7, 8 oder 10. Rechnen wir, um viel zu sagen, bei künstlicher Zucht etwa 30 Eier im Mittel pro Ablage und bei einer Lebensdauer von 2 Monaten 40malige Eiproduktion, so erhalten wir insgesamt 1200 Eier, d. h. etwa 7 % der Normalproduktion, einen äußerst geringen Wert. Er zeigt uns, wie sehr die Organismen den Bedingungen des Freilebens angepaßt sind, und wie schwer es ist, diese Bedingungen künstlich nachzuahmen. Weiterzucht auf viele Generationen scheint mir bei T. ausgeschlossen zu sein, es sei denn, daß man im großen Versuche mit Teichen anstellte und dieselben entsprechend dem Auftreten des Eichener Sees jedes Frühjahr bewässerte, alle Feinde fernhielte und in der übrigen Zeit dafür sorgte, daß der Boden immer feucht bliebe. Dann ließe sich gewiß noch vieles, was mir dunkel bleiben mußte, aufklären, und der Einfluß der äußeren Bedingungen auf unsern Krebs an einem reichlichen Material studieren.

3. Die Schwimmbewegung.

Über die Schwimmbewegung von Branchipus haben schon Abonyi, Holmes, Mc. Ginnis und Pearse (3, 62, 86, 97) berichtet. Bei Anlaß ihrer Untersuchungen über den Phototropismus von Branchipus kamen sie zu dem Ergebnis, die Orientierung der Schwimmbewegungen von B. sei lediglich das Produkt einer heliotropischen Einstellung, indem die Tiere immer ihre Bauchseite dem Lichte zukehrten. Mc. Ginnis schreibt zu diesem Thema a. a. O.: »When with the light at one end of the aquarium, an animal is dropped in at the darker end, it immediately stards toward the light, with the ventral side directed toward it and the long axis of the body at right angles to the light rays. If the light is changed to the opposite side, the animal turns and assumes the same orientation. If the light is placed above or belove a tall glas cylinder used as an aquarium, Branchipus swims ufward or downward, with the ventral side always directed toward the light. It is only occasionally that an animal, swimming rapidly toward the light, directs the head forward, and places the body parallel with the light rays.« In ähnlicher Weise sprechen die andern angeführten Autoren über die Orientierung der Schwimmbewegungen von Branchipus. Ich habe die Experimente der verschiedenen Autoren mit T. wiederholt und zwar mit demselben Erfolg.

Unter den angegebenen Bedingungen zeigt sich auch T. positiv phototropisch und äußert die Tendenz, die Ventralseite dem Lichte zuzukehren, d. h. diejenige Stellung einzunehmen, bei der beide Augen gleichmäßig beleuchtet sind. »Unter den angegebenen Bedingungen« sage ich, also dann, wenn das Tier z. B. aus einem Glasrohr in ein Aquarium getropft wird, oder wenn plötzlich am Boden des Aquariums ein elektrisches Licht entzündet wird. Dann ist T. wie Branchipus positiv phototropisch und äußert dies durch Drehung der Ventralseite gegen das Licht zu oder bei noch stärkerem Phototropismus durch direktes Losschwimmen auf das Licht. Unter diesen unnatürlichen Bedingungen ist also die Orientierung zum Teil durch den Lichteinfall bedingt. Unter normalen Verhältnissen aber ist T. und vermutlich auch Branchipus vom Lichte unabhängig. Die Rückenlage, die die Tiere im Freien fast stets einnehmen, ist dann nicht das Produkt der Lichtwirkung, sondern muß andern Ursprung haben.

Ich werde im nächsten Kapitel den experimentellen Beweis dafür erbringen, daß der Phototopismus von T. nichts anderes als ein Kunstprodukt ist, zum mindesten in der Form, wie er bisher beschrieben wurde, daß ferner unter normalen Verhältnissen die Orientierung gegen das Licht nicht eintritt. Hier will ich mich nur mit dem Zustandekommen der Orientierung unter natürlichen Verhältnissen befassen.

T. nimmt wie Branchipus beim Schwimmen meist Rückenlage ein, d. h. er dreht den Bauch nach oben und gleitet gewissermaßen auf dem Rücken durch das Wasser. Das ließ sich leicht verstehen, wenn man annahm, das einseitig einfallende Licht übe einen Zwang auf die Tiere aus. (Die ins Wasser einfallenden Strahlen weichen von der Normalen bekanntlich um höchstens 48° 35′ ab [Grenzwinkel der Totalreflexion].) Da nun aber unter normalen Verhältnissen von einem solchen Zwang keine Rede sein kann, mußte eine andere Erklärung für die so charakteristische Orientierung gefunden werden. Bethe und Mrazek haben (7, 8, 88) bereits darauf hingewiesen, die Orientierung von Branchipus sei nichts anderes als eine Folge der Massenverteilung im Körper der Tiere. Jedes Tier besitzt (Mrazek) seine ganz bestimmte Bewegungsart, die sich auf die mechanischen Effekte seiner Form, seines spez. Gewichts, der Lage seiner Bewegungsorgane, der Verteilung

der Massen in seinem Körper zurückführen lassen muß, sofern es uns nur gelingt, alle diese einzelnen Elemente in ihrer mechanischen Wirkung zu erkennen. Vor allem ist es notwendig, die Lage des Schwerpunkts in einem Tier zu kennen oder doch festzustellen, ob bei einem schwimmenden Tier der Schwerpunkt mit dem Schwerpunkt des verdrängten Wassers, dem »Mittelpunkt des Wasserdrucks« (87) zusammenfällt oder nicht. Von der relativen Lage dieser beiden Punkte hängt die Lage ab, die ein im Wasser schwebender Körper, also auch ein Tier im Zustand der Bewegungslosigkeit, einzunehmen gezwungen ist. Bewegt sich der Körper aber in irgendeiner Richtung, so kann die Bewegung ein Abweichen von dieser Gleichgewichtslage bewirken, nämlich dann, wenn die Resultante aller bewegenden Kräfte und aller Widerstände ein Drehmoment ergibt. Um also die Orientierung eines im Wasser schwimmenden Tieres mechanisch zu analysieren, ist es nötig, zuerst die Gleichgewichtslage zu untersuchen, die das bewegungslose Tier im Wasser einnimmt, und dann die Wirkung der dem Tier eigenen Bewegungsweise auf diese Lage zu studieren. Die Prinzipien, nach denen eine solche Untersuchung geführt werden muß, hat Bethe (7, 8) zusammengestellt. Ich habe erst nachträglich von seinen Überlegungen Kenntnis erhalten und sie im Einklang mit meinen Untersuchungen gefunden.

Das spez. Gewicht von T. ist, wie das der meisten Wassertiere, größer als 1. Betäubte oder tote Tiere sinken zu Boden. Das spez. Gewicht direkt zu bestimmen, halte ich in unserm Fall für unmöglich. Es gelang mir aber auf einem Umwege doch zu einer Zahl zu gelangen, die wenigstens zeigt, in welcher Größenordnung das spez. Gewicht von T. sich bewegt. Ich benutzte zur Ermittlung des spez. Gewichts in Formol getötete Tiere, wusch das Konservierungsmittel in fließendem Wasser aus und stellte eine Zuckerlösung her, in der die toten Tiere gerade noch schwebten, ohne auf den Boden zu sinken oder an die Oberfläche zu steigen. Zur Kontrolle betäubte ich lebende Tiere mit Chloralhydrat und brachte sie in die Zuckerlösung. In den ersten Minuten schwebten auch die noch lebenden Tiere, fingen aber bald an, zu schrumpfen und sanken alsdann zu Boden. Das ziemlich kon-

zentrierte Zuckerwasser hatte ihnen Wasser entzogen und so das spez. Gewicht vergrößert. Bei den konservierten Tieren trat dieser Vorgang nicht ein. Das spezifische Gewicht meiner Zuckerlösung und somit auch dasjenige von T. bestimmte ich zu 1,037. Die meisten der untersuchten Tiere waren leicht zum Schweben in der verwendeten Lösung zu bringen, einzelne stiegen nach dem Untertauchen langsam an die Oberfläche oder sanken langsam zu Boden. Das spez. Gewicht zeigt also individuelle Schwankungen und dürfte im Mittel dem obigen Werte entsprechen.

Die Schwimmbewegungen von T. müssen nun infolge dieses hohen spez. Gewichts in erster Linie darauf hinzielen, das Übergewicht zu überwinden und den Abtrieb zu kompensieren oder auch einen Auftrieb hervorzubringen. Das Prinzip, nach welchem

Fig. 1. Tanymastix lacunae. ♂ Habitus.

dieser Effekt erreicht wird, ist das der schiefen Ebene. Bei horizontalem Schwimmen nimmt T. immer eine etwas geneigte Stellung ein. Er gleitet gewissermaßen auf seinem Rücken in schräger Richtung in die Höhe. Dieses »In die Höhe gleiten« wird aber bei horizontalem Schwimmen durch das Niedersinken in dem leichtbeweglichen Wasser kompensiert, und so kommt die horizontale Bewegung zustande. Die Neigung des Tieres ist um so größer, d. h. seine Längsachse weicht um so mehr von der Horizontalen ab, je kleiner die Bewegungsgeschwindigkeit ist. Manchmal sieht man Tiere ohne horizontale oder vertikale Bewegung im Wasser schweben. Solche Tiere nehmen dann eine Lage ein, die von der horizontalen um mehr als 45° abweicht.

Weil die Fortbewegungsorgane ausschließlich an der Ventralseite gelegen sind (s. Fig. 1), die Kraft also nicht im Schwerpunkt angreift, so ergibt sich ein Drehmoment, und es wäre zu

erwarten, daß der Körper sich um den Rücken überschlüge. Diesem Drehmoment wirkt aber bei geradliniger Bewegung das Abdomen entgegen, das, mindestens bei den Männchen, immer etwas nach oben, also nach der Ventralseite gekrümmt ist. Ferner bewegen sich die ersten 5 Beinpaare — in vom ersten bis zum fünften abnehmendem Grad — nicht nur in der Längsrichtung des Körpers, sondern sie schlagen zugleich nach der Seite und nach unten, dorsalwärts. Drittens weist der Rücken von T. eine konvexe Krümmung auf, die auch dem durch die Lage der Bewegungsorgane bedingten Drehmoment entgegenwirken muß.

Bei gradliniger Bewegung behalten Abdomen und Furca ihre Lage bei. Soll eine Wendung nach oben oder unten ausge-

Fig. 2. Schematischer Querschnitt des Körpers von T. lacunae.

führt werden, so geschieht das durch entsprechendes Abbiegen des Abdomens und der Furca. In ähnlicher Weise wird auch die Drehung zur Seite durch ein Abbiegen des Abdomens und gleichzeitige Drehung der Furca um die Längsachse erreicht. Trifft die Tiere aber ein plötzlicher starker Reiz, z. B. durch Berührung, so weichen sie nach der Seite aus durch heftiges Schlagen mit dem Schwanz und wellenartige Bewegungen des ganzen Körpers.

Wie ich oben schon bemerkt habe, sinken betäubte Tiere infolge ihres hohen spez. Gewichts im Wasser zu Boden. Dieses Absinken geschieht immer in Rückenlage. Wie ich eben ausgeführt habe, stellt die horizontale Bewegung sich dar als die Resultante von zwei Bewegungen, nämlich einer Bewegung auf einer schiefen Ebene aufwärts und einer Abwärtsbewegung in senkrechter Richtung. Nun stellt der Körper von T. eine nach oben, ventralwärts, offene Rinne dar. (Fig. 2.) Der Rücken ist sehr regelmäßig gewölbt,

die Bauchseite dagegen eine von den beiden Extremitätenreihen begrenzte Rinne. Ein homogener Körper, der die eben beschriebene Form aufweist, wird unter allen Umständen, wenn er in eine Flüssigkeit gebracht wird, die spezifisch leichter ist als er, darin mit der konvexen Seite nach unten untersinken. Es könnte also der geringe Formwiderstand der konvexen Dorsalseite bei T. die Ursache der Rückenlage sein, indem ja der Körper bei der Vorwärtsbewegung ständig im Fallen begriffen ist, ständig durch das Wasser durchsackt. Dabei könnte der Schwerpunkt sehr wohl mit dem Mittelpunkt des Wasserdrucks zusammenfallen. Die Beibehaltung der Rückenlage in der oben beschriebenen »Ruhestellung ohne Fortbewegung«[1]) wäre dann nur dadurch zu erklären, daß die Bewegungen des Tieres symmetrisch sind zur Medianebene. In diesem Fall (wenn der Schwerpunkt des Tieres mit dem des verdrängten Wassers zusammenfiele) müßte es möglich sein, betäubte oder tote Tiere in einer Lösung von spez. Gewicht 1,037 in jeder Lage zum Schweben zu bringen, da dann die Tiere gewissermaßen im Schwerpunkt aufgehängt wären, ohne daß irgendwelche Bewegungswiderstände eine Drehung hervorbrächten. Nehmen aber die Tiere in einer Lösung vom spez. Gewicht 1,037 unter allen Umständen eine ganz bestimmte Lage ein, so kann der Schwerpunkt nicht mit dem Mittelpunkt des Wasserdrucks zusammenfallen. Dann ist die Stellung der Tiere diejenige, bei der der Schwerpunkt gerade senkrecht unter dem Mittelpunkt des Wasserdrucks liegt. Der Organismus befindet sich dann im stabilen Gleichgewicht. Eine seitliche Verschiebung des Schwerpunkts in bezug auf den Mittelpunkt des Wasserdrucks müßte sofort ein Drehmoment hervorrufen; der Körper würde wieder in die stabile Gleichgewichtslage zurückpendeln.

Ein Körper, dessen Schwerpunkt nicht mit dem Mittelpunkt des Wasserdrucks zusammenfällt, wird, wenn wir ihn in eine Lösung bringen, die ein nur sehr wenig größeres spez. Gewicht als der Körper aufweist, darin langsam in die Höhe steigen. Ist der Körper rinnenförmig und der Schwerpunkt in bezug auf den Mittelpunkt des Wasserdrucks mehr nach der konvexen Seite gelegen,

1) Siehe S. 16 unten.

dann wird durch die Auftriebsbewegung der Körper mit der konvexen Seite nach oben gedreht werden, wenn der Bewegungswiderstand genügend groß ist, um die Wirkung der Schwerkraft zu überwinden. Da nun der Bewegungswiderstand mit zunehmender Geschwindigkeit (ungefähr proportional dem Quadrat der Geschwindigkeit) wächst, so hängt die Größe der umdrehenden Kraft von der Geschwindigkeit der Aufwärtsbewegung ab. Bei kleiner Geschwindigkeit wird der Körper die stabile Gleichgewichtslage (Konvexität abwärts) noch beibehalten, bei größerer Geschwindigkeit wird er umgedreht werden und erst an der Oberfläche die alte Lage wieder annehmen. Die Beibehaltung einer Lage, die der Wirkung des Wasserwiderstandes nicht entspricht, kann also als zweiter Beweis dafür angeführt werden, daß die Lage des im Wasser schwebenden Körpers zurückzuführen ist auf das »Nichtzusammenfallen« des Schwerpunktes und des Mittelpunktes des Wasserdrucks.

Bei homogen gebauten Körpern wird der Schwerpunkt immer mit dem Mittelpunkt des Wasserdrucks zusammenfallen. In bezug auf die Dichte ungleichartig gebaute Körper aber werden einen Schwerpunkt aufweisen, der von dem Mittelpunkt des Wasserdrucks nach der Seite der Anhäufung der dichteren Stoffe verschoben ist.

An Hand der eben gegebenen Darlegungen wird es nun meine Aufgabe sein, das Verhalten von T. zu beschreiben und die Orientierung seines Körpers auf rein mechanische Ursachen zurückzuführen.

Mein erster Versuch bestand darin, die Lage des Schwerpunktes in bezug auf die Längsausdehnung des Körpers auf einem ganz einfachen Wege zu ermitteln. Unterstützt man einen stabförmig gebauten Körper an den beiden Enden, so daß er die horizontale Lage einnimmt, und rückt nun die beiden Unterstützungspunkte einander immer näher, ohne sie aus ihrer horizontalen Verbindungslinie zu verschieben, so wird zuletzt zwischen ihnen nur ein unendlich kleiner Raum bleiben. Dann liegt der Schwerpunkt des untersuchten stabförmigen Körpers über der unendlich kleinen Verbindungslinie der beiden Unterstützungspunkte.

Die Erklärung für diese Erscheinung ist folgende: Rückt man die beiden Unterstützungspunkte einander immer näher, so wird sich der am leichtesten verschieben lassen, der von dem Schwerpunkt des stabförmigen

Körpers am weitesten entfernt ist. Bewegt man den dem Schwerpunkt näheren Unterstützungspunkt, so wird der Stab infolge der Reibung mitgehen und so lange über den andern weggleiten, bis der Schwerpunkt in der Mitte der beiden Unterstützungspunkte liegt. Wir können dann den einen der beiden Unterstützungspunkte doch näher an den Schwerpunkt heranbringen, weil nicht nur die Reibung, sondern auch das Beharrungsvermögen mitspielt. Man findet also den Schwerpunkt eines stabförmigen Körpers dadurch, daß man zwei Unterstützungspunkte sucht, die unendlich nahe beieinander liegen.

Diese Methode wandte ich auf T. an. Ich baute dazu den im folgenden beschriebenen Apparat. (Fig. 3.)

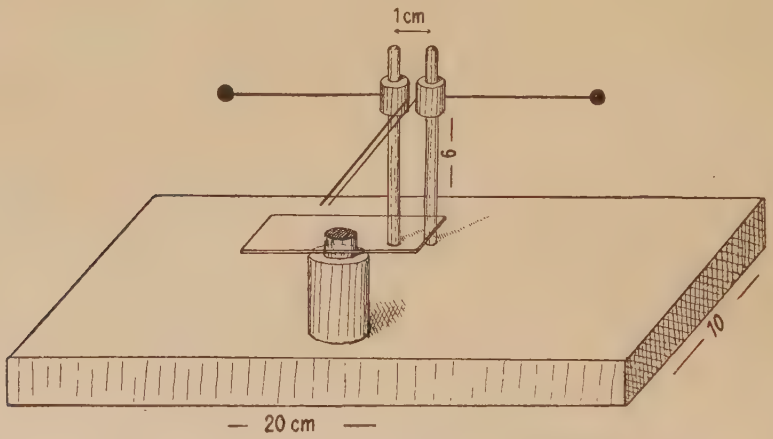


Fig. 3. Apparat zur Bestimmung des Schwerpunktes.

Auf einem etwa 20 cm langen und 10 cm breiten Brettchen sind zwei 3 mm dicke Glasstäbchen senkrecht befestigt. Die Entfernung zwischen den beiden Stäbchen beträgt 1 cm. Die beiden Stäbchen tragen je einen durchbohrten, leicht verschiebbaren Kork von 19 mm Durchmesser. An den Korken sind zwei horizontale Glasnadeln befestigt, ferner als Handhabe je eine lange Stecknadel. Vor den zwei Glasstäbchen unterhalb des Nadelpaares befindet sich ein Tischchen, bestehend aus einem den Fuß bildenden Holzpflöckchen, einem in dieses lose eingelassenen kleinen Kork und einer auf dem Kork festgekitteten Glasplatte. Der leichteren Verschiebbarkeit wegen sind die zwei kleinen Korke nicht mit dem Korkbohrer sondern mit einer glühenden Nadel durchbohrt und ihre Höhlung mit Vaseline bestrichen. Die Stecknadeln sind einfach hineingesteckt, die Glasnadeln mit hartem Paraffin daran festgekittet. Die Glasnadeln sollen um ihren Zweck richtig zu erfüllen, genau horizontal sein. Ihre Dicke betrug 265 Tausendstel Millimeter. Damit die Glasnadeln an den darauf gelegten Tieren nicht festkleben sollten, bestrich ich sie mit wenig Paraffinöl. Die Entfernung zwischen dem Nadelpaar und der darunter befindlichen Glasplatte soll ½ cm nicht über-

schreiten. Der Zwischenraum zwischen den zwei verschiebbaren Korken soll möglichst klein sein, damit die Nadeln, wenn sie parallel stehen, sich beinahe berühren.

Meine Methodik war folgende: Ich benutzte zu den Experimenten ausschließlich in Formol gehärtete Tiere, die noch die normale Gestalt aufwiesen und namentlich nicht nach rückwärts gekrümmt waren. Sie wurden längere Zeit in fließendem Wasser ausgewaschen, mit Filtrierpapier sorgfältig abgetrocknet und dann nahe an der Spitze auf die etwas geöffneten Nadeln gelegt, den Rücken nach abwärts gewendet. Nun versuchte ich mittels der Korke die Nadeln einander so zu nähern, daß sie sich schließlich berührten, ohne daß die Tiere herunterfielen. Der Rücken der Tiere ist nicht glatt, wie es wünschenswert wäre. Darum war es nötig, durch vertikales Verschieben der Korke dafür zu sorgen, daß die auf die Nadeln gelegten Tiere nicht aus der horizontalen Lage herauskamen. Die Durchführung der Versuche erforderte sehr viel Geduld. Einzelne Tiere mußte ich mehr als 20 mal auf die Nadeln legen, bis es mir glückte, ohne daß die Tiere heruntergefallen wären, die Nadeln zur Berührung zu bringen. Mit ungehärteten Tieren gelangen die Versuche nicht; ihr Körper ist viel zu weich dazu. Hingegen glaube ich doch annehmen zu dürfen, daß die erhaltenen Werte auch für lebende Tiere gelten können, indem durch die Konservierung höchstens eine gleichmäßige Zusammenziehung des Körpers in der Längsrichtung kann hervorgebracht worden sein. Der Wert meiner Angaben ist sowieso nur ein relativer.

Die Resultate der Versuche sind in der Tabelle (S. 22) angegeben. Dabei verstehe ich unter Länge der Tiere die Entfernung vom Scheitelauge bis zur Ansatzstelle der Furcaläste. Die am Schlusse angegebenen Zahlen bedeuten immer das Segment in dem der Schwerpunkt liegt. Gezählt sind die fußtragenden Segmente von vorn nach hinten.

Die Tabelle zeigt deutlich den Unterschied zwischen Männchen und Weibchen. Während bei den Männchen der Schwerpunkt im 6. oder 7. Segment zu suchen ist und in einem Fall sogar an der Grenze des 5. und 6. gefunden wurde, befindet er sich bei den Weibchen im 9. oder an der Grenze des 9. u. 10. Segments. Bei Weibchen, die noch nicht reif sind oder deren Eisäckchen leer ist, rückt der Schwerpunkt etwas weiter nach vorn bis ins 8. Segment. Die Beschwerung des Hinterkörpers mit Geschlechtsprodukten bringt also hier eine Verschiebung des Schwerpunkts nach hinten zustande. Bei den Männchen dürften die stark entwickelten zweiten Antennen und die dadurch bedingte stärkere Ausbildung des ganzen Kopfes an der Verlagerung des Schwer-

Männchen:			Weibchen:		
Länge		Segment	Länge		Segment
11,5	reif	7	13,0	reif, Uterus leer	9—10
13,5	—	6—7	10,5	— —	9
13,5	—	7	12,8	— —	9—10
13,8	—	6—7	11,5	noch nicht reif	8
11,0	—	7	14,0	reif, Uterus gefüllt	9
15,5	—	6—7	13,7	— —	9—10
12,5	—	6—7	15,5	— Uterus leer	9—10
13,5	—	6—7	13,5	— Uterus gefüllt	9—10
14,0	beinahe reif	7	13,8	— —	9—10
13,3	reif	5—6	13,7	— —	9—10
13,5	—	7	15,5	— —	9—10
15,3	—	6—7	14,0	— —	9—10
13,0	—	6—7	11,2	— —	9
13,0	—	6	10,5	— Uter. noch n. gef.	9
12,5	—	6—7	11,6	— 3—4 Eier	9—8
13,0	—	6	12,7	— Uterus leer	9
12,2	—	6	11,0	— —	9—8
12,0	—	6	12,5	— —	9
12,3	—	7	10,7	— —	9—8
11,6	—	6	10,8	— —	8—9
11,2	—	6	11,6	— —	9—8
12,2	—	6	11,4	— —	8—9
13,0	—	6	11,5	— —	8

punkts nach vorn mit Schuld sein. Unreife Tiere weisen einen Schwerpunkt auf, der in der Mitte zwischen dem der Weibchen und dem der Männchen gelegen ist, nämlich im 7. oder 8. Segment. Mit der Ausbildung der sekundären Geschlechtsmerkmale tritt dann die Verlagerung, bei den Männchen nach vorn, bei den Weibchen nach hinten ein. Die Lage des Schwerpunktes in bezug auf die Längenausdehnung des Körpers spielt eine Rolle bei der Einhaltung der gradlinigen Bewegung. Die Männchen werden dadurch mit dem Vorderteil abwärts gezogen, die Weibchen mit dem Abdomen. Mit dem Schwerpunkt wird natürlich auch durch die Ansammlung von Körpermasse am vorderen und hinteren Ende der Mittelpunkt des Wasserdrucks verschoben, selbstverständlich in gleichem Sinn. Die Verschiebung dieses Punktes geht aber nicht so weit, weil die an den Körperenden angehäuften Massen dank ihrem spez. Gewicht, das größer ist als 1, den Schwerpunkt mehr verschieben als die von ihnen verdrängte Wassermasse den Mittel-

punkt des Wasserdrucks. Namentlich fallen in dieser Beziehung ins Gewicht die chitinigen Eischalen und das spezifisch schwere Sekret der Uterusdrüsen beim Weibchen und die starke Panzerung des Kopfes beim Männchen. Daß der Schwerpunkt mehr verschoben wird als der Mittelpunkt des Wasserdrucks geht daraus hervor, daß Männchen und Weibchen beim Absinken in Wasser oder beim Schweben in irgendeiner Flüssigkeit eine verschieden geneigte Lage einnehmen. Wir werden weiter unten sehen, wie die Wirkung dieser Schwerpunktsverschiebung bei der Bewegung kompensiert wird.

Ich gehe nun dazu über, eine zweite Versuchsserie zu beschreiben, die das Verhalten getöteter Tiere beim Einbringen in Wasser zeigt. Ich verwendete dazu 22 in Formol 5 % getötete Exemplare, 11 erwachsene Männchen, 9 erwachsene und 2 junge Weibchen. Die Tiere wurden in allen möglichen Lagen ins Wasser gebracht und die Lage registriert, die sie beim Absinken annahmen. Ferner wurde der Winkel gemessen, den ihre Längsachse mit der Horizontalen einnahm. Dabei verstand ich unter Längsachse die Gerade, die die Verbindung darstellt zwischen der Mitte der beiden Seitenaugen und der Mitte des Abdomens. Zur Messung der Winkel konnte natürlich nur ein ganz einfacher Apparat in Betracht kommen (Fig. 4 u. 5 S. 24).

Er besteht aus einer vertikalen, mit einer Gradeinteilung versehenen Glasplatte *Gl*, die auf einem Brettchen mit zwei Füßen *F* und einer Stellschraube *St* befestigt ist. Auf der Vorderseite trägt die Glasplatte den Zeiger *Z*, auf der Hinterseite das Pendel *P*, mit dessen Hilfe die 90°-Linie der Einteilung vertikal gestellt werden kann. Der Apparat wurde vor das Gefäß gestellt, in dem die Tiere untersucht werden sollten, und der Zeiger parallel zur Längsachse der Tiere eingestellt.

Die Tiere wurden immer mit dem Kopf nach rechts in das Gefäß gebracht und die Winkel gemessen, die sie mit der Horizontalen bildeten, unter der Annahme, es habe eine Drehung um den Kopf stattgefunden. Infolgedessen erscheinen, wenn der Kopf tiefer lag als das Abdomen, in der Tabelle negative Winkelwerte, da ich Drehung nach rechts im Sinne des Uhrzeigers annehmen mußte. Lag der Schwanz tiefer als der Kopf, so ergaben sich positive Winkel.

Alle verwendeten Tiere sanken in Rückenlage auf den Boden des Gefäßes hinab.

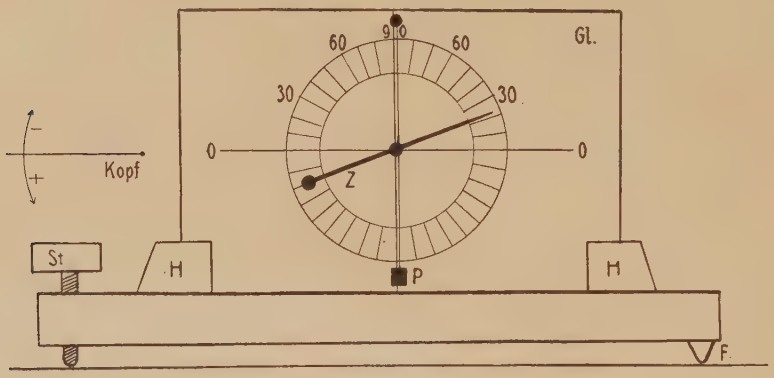


Fig. 4. Apparat zur Winkelmessung.

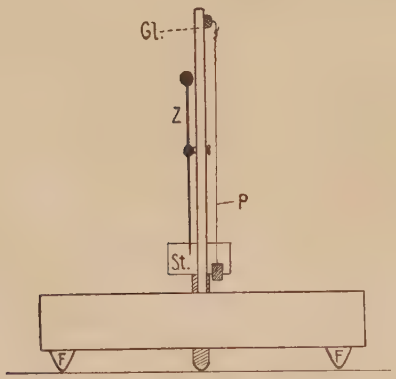


Fig. 5. Apparat zur Winkelmessung.

Für die ausgewachsenen Männchen erhielt ich folgende Winkelwerte:

—20, —30, —20, —37, —32, —23, —20, —18, —20, —18, —18°.

Im Mittel: —25,6°.

Die reifen Weibchen ergaben die Winkel:

2, 0, 0, —1, 3, —1, 0, 0, —2°,

im Mittel: 0,1°.

Die unreifen Weibchen endlich zeigten die Lagen:

—25, —16,

im Mittel: —20,5°.

Die angeführten Werte zeigen deutlich den Einfluß der Lage des Schwerpunktes. Wieder stimmen die noch unreifen Weibchen mehr mit den Männchen überein. Sie nehmen wie diese beim Absinken in Wasser eine mit dem Kopf nach unten geneigte Lage ein, während die reifen Weibchen horizontal absinken.

Sehen wir hier nun tatsächlich alle Tiere in Rückenlage absinken, so kann das als Beweis dafür gelten, daß nicht das Licht den lebenden Tieren diese Orientierung vorschreibt, sondern daß ihre normalerweise eingenommene Lage das Produkt der Schwerkraftwirkung ist.

Es handelt sich nun noch darum zu prüfen, ob der Widerstand des Wassers den Tieren ihre Lage vorschreibt, oder ob die Tiere auch dann Rückenlage einnehmen, wenn dieser Bewegungswiderstand ausgeschaltet ist, ob also neben dem Wasserwiderstand auch die Lage des Schwerpunktes für die Orientierung des Körpers verantwortlich gemacht werden muß.

Wie oben dargelegt wurde, muß ein in einer Flüssigkeit vom nämlichen spez. Gewicht schwebender Körper diejenige Lage einnehmen, die er zeigen würde, wenn er im Mittelpunkt des Wasserdrucks aufgehängt würde. Er wird entweder eine beliebige Lage einnehmen, wenn der Schwerpunkt mit dem Mittelpunkt des Wasserdrucks zusammenfällt, im andern Fall wird er sich so einstellen, daß sein Schwerpunkt sich senkrecht unter dem Mittelpunkt des Wasserdrucks befindet; er wird also die stabile Gleichgewichtslage einnehmen. Ein auf die beschriebene Weise zum Schweben gebrachter Körper wird seine Lage ganz unabhängig von irgendwelchen Bewegungswiderständen, die ja alle ausgeschaltet sind, einnehmen.

In einer Zuckerlösung vom spez. Gew. 1,037 brachte ich je 10 Männchen und Weibchen von T. zum Schweben. Die Tiere waren in Formol 5% getötet und dann in fließendem Wasser ausgewaschen worden.

Bei einzelnen Tieren stimmte das spez. Gewicht nicht ganz genau mit dem der Lösung überein. Sie konnten durch Zusatz von sehr wenig Wasser oder konz. Zuckerlösung leicht zum Schweben gebracht werden. Einige, deren spez. Gewicht zum Schweben etwas zu leicht war, stiegen langsam in Rückenlage an die Oberfläche der Flüssigkeit empor, wie ich es oben für Körper mit einseitiger Anhäufung dichteren Materials postuliert habe. Das mag als Beweis dafür dienen, daß der Schwerpunkt nicht mit dem Mittelpunkt des Wasserdrucks zusammenfällt.

Die Resultate meiner Versuche sind aus folgender Tabelle zu entnehmen.

Männchen:	Lage:	Winkel:	Weibchen:	Lage:	Winkel:
1	Rückenlage	0	1	Rückenlage	43
2	—	9	2	—	38
3	—	4	3	—	31
4	—	32	4	—	56
5	—	22	5	—	64
6	—	1	6	—	48
7	—	29	7	—	58
8	—	12	8	—	66
9	—	16	9	—	0[1])
10	—	— 8	10	—	35

[1]) Eisäckchen leer.

Die Tiere nahmen alle eine positiv geneigte Rückenlage ein. Nur ein Männchen zeigte den Winkel —8. Wir müssen also an-

nehmen, der Schwerpunkt falle nicht mit dem Mittelpunkt des Wasserdrucks zusammen, sondern liege bei beiden Geschlechtern vom Mittelpunkt des Wasserdrucks dorsalwärts und etwas nach hinten verschoben. Die Männchen ergaben im Mittel einen Winkel von 11,7°, die Weibchen (ohne 9) einen Winkel von 48,5°. Dieser Winkel von 48,5° entspricht ungefähr der Ruhestellung ohne Fortbewegung, die ich oben beschrieben habe, und in der ich hauptsächlich die Weibchen antraf.

Einen neuen Beweis für die Abhängigkeit des Schwerpunktes von der Anhäufung der Eier liefert Weibchen Nr. 9. Es handelt sich um ein Tier, das wohl bei der Konservierung seine Eier abgelegt hatte und nun infolgedessen einen Neigungswinkel aufweist, wie er sonst den Männchen zukommt.

Vergleicht man die eben gegebenen Werte mit denen, die für das Niedersinken in Wasser gelten, so ergibt sich, daß die Tiere beim Niedersinken eine bedeutend mehr negativ geneigte Stellung einnehmen als beim Schweben. Diese mehr rechts geneigte Stellung kann ihren Grund nur in dem größeren Formwiderstand haben, den das Abdomen und die Furca im Vergleich zum Vorderkörper dem Wasser entgegenstellen.

Als Ergänzung zu den eben angeführten Versuchen brachte ich auch lebende, mit Cocain oder Chloralhydrat betäubte Tiere in Wasser zum Absinken und versuchte ferner, sie in Zuckerlösung zum Schweben zu bringen.

Die Winkel beim Absinken in Wasser stimmen gut mit den an konserviertem Material gefundenen überein. Es ergab sich im Mittel für die Männchen —25,4, für die Weibchen —3,5.

Brachte ich bloß betäubte Tiere in Zuckerlösung vom spez. Gewicht 1,037, so nahmen sie darin auch alle Rückenlage ein. Der Winkel aber, den ihre Längsachse mit der Horizontalen bildete, hatte keinen konstanten Wert, sondern vergrößerte sich allmählich zusehends, indem der Hinterleib immer mehr nach unten sank. Eine Erklärung dafür dürfte darin zu suchen sein, daß die Zuckerlösung dem bedeutend weniger stark chitinisierten Hinterleib schneller das Wasser entzieht oder dort schneller eindringt als in die vorderen Partien des Körpers. Und wenn dieser Umstand

zu geringfügig wäre, so muß doch das Hinterende in kürzerer Zeit den gleichen osmotischen Druck aufweisen wie die Flüssigkeit, als die dickeren vorderen Partien mit ihrer verhältnismäßig kleinen Oberfläche. Das heißt aber nichts anderes als, die Gewichtszunahme wird pro Volumeinheit im dünneren Hinterteil des Körpers größer sein als im Vorderteil, das Hinterende wird relativ schwerer und sinkt nach unten. Die gefundenen Werte (für Männchen im Mittel 25°, für Weibchen 60°) sind daher alle zu groß. Immerhin zeigt sich auch hier deutlich das verschiedene Verhalten der Männchen und Weibchen.

Bei der oben beschriebenen rinnenförmigen Körperausbildung schien es mir von vornherein wahrscheinlich, der Bewegungswiderstand trage auch zur Orientierung der Tiere im Wasser bei. In der Tat gelingt es auch leicht durch Untertauchen in konzentrierte Zuckerlösung die Tiere zum Aufsteigen in der Flüssigkeit mit dem Rücken voran zu veranlassen. (Rücken nach oben, Bauchlage.)

Von 16 Tieren, 8 Weibchen und 8 Männchen, die ich zu dem Versuch verwendete, kehrten sich 15 sofort in die Bauchlage, sobald die Bewegung aufwärts anfing. Dabei ging infolge des Widerstandes des Abdomens der Kopf etwas voran. Bei den Männchen war dies besser zu beobachten; bei den Weibchen trat die Erscheinung etwas zurück, weil das Abdomen durch das Eisäckchen den nötigen Auftrieb erhielt. Ein Weibchen gelangte in Seitenlage an die Oberfläche des Wassers. Als ich es näher untersuchte, fehlte ihm ein Furcalast.

Der eben beschriebene Versuch zeigt deutlich das Überwiegen des Formwiderstandes über die Schwerkraft. Die Tiere nahmen eine Lage ein, die derjenigen gerade entgegengesetzt war, die sie unter dem Einfluß der Schwerkraft allein hätten annehmen müssen. Diese Lage kann nur durch die Form des Körpers hervorgerufen sein. Ist dem aber so, so muß auch bei der Fortbewegung der normalerweise schwimmenden Tiere der Formwiderstand zur Orientierung beitragen.

Ich habe schon oben darauf hingewiesen, daß die Anordnung der Bewegungsorgane auf der Ventralseite ein Drehmoment bedingt, indem die Kraft nicht im Schwerpunkt, sondern an der Peripherie des Körpers angreift. Diesem Drehmoment wirken aber entgegen die Krümmung des Körpers und bei den Weibchen die

Beschwerung des Abdomens durch das Eisäckchen. Ja, die Stellung, die die Weibchen infolge der Schwerpunktslage einnehmen, ist gerade die, bei der der steil aufgerichtete Körper keine Vorwärtsbewegung mehr zeigt. Wenn die Weibchen von der Ruhestellung zur horizontalen Bewegung übergehen, so neigen sie erst den Körper durch eine abwärts geführte Bewegung der Furca gegen die Horizontale, und dann kann bei etwas abwärts geneigter Furca die geradlinige Bewegung erfolgen. Wenn die Männchen von der Ruhestellung zur Bewegung in der Horizontale übergehen, so kann man auch bei ihnen eine Abwärtsbewegung der Furca wahrnehmen. Aber während der geradlinigen Bewegung ist die Furca nicht nach abwärts, sondern nach aufwärts gerichtet. Offenbar wird durch das schwere Eisäckchen bei den Weibchen das Drehmoment vollkommen aufgehoben, ja sogar eine gegenteilige Wirkung hervorgerufen. Bei den Männchen muß aber durch die nach oben gerichtete Furca das Drehmoment aufgehoben und auch noch der infolge der Schwere ständig nach der Horizontallage tendierende Körper in die schräge Lage gebracht werden, die allein den nötigen Auftrieb gewährleistet. Die Lage der Furca stellt also gewissermaßen ein Maß dar für die durch Schwere und Bewegung hervorgerufene Drehung. Der Winkel, den die Furca mit der Längsachse bildet, wird negativ sein, wenn die Drehung ohne die kompensierende Wirkung der Furca den Körper mit dem Abdomen in die Höhe, mit dem Kopf nach unten bewegen würde. Im andern Fall ist der Winkel zwischen Körper und Furca positiv, die Furca nach unten gerichtet. Den Winkel zwischen Furca und Körper habe ich an 14 lebenden Tieren zu messen versucht, ein Unterfangen, das mit großer Unsicherheit behaftet ist. Der Zeiger des Meßapparates konnte nur schätzungsweise parallel mit der Furca eingestellt werden. Ich stellte zunächst den Winkel fest, den die Tiere mit der Horizontalen einnahmen, und dann den Winkel, den die Furca mit der Horizontalen bildete.

Die Resultate sind in der folgenden Tabelle zusammengestellt.

Dabei bedeutet: a den Winkel Horizontale/Körper,
b den Winkel Horizontale/Furca,
c den Winkel Körper/Furca.

Männchen:			Weibchen:		
a	b	c	a	b	c
4	5	1	10	17	7
11	6	—5	30	36	6
52	52	0	24	32	8
46	40	—6	50	53	3
50	46	—4	40	47	7
45	45	0	7	4	—3
32	30	—2	27	27	0
Mittel:		—2,3°			+ 4,0°

Die angeführten Zahlen dürfen gewiß als Stütze für die Ansicht gelten, die Orientierung von T. sei nichts anderes als die Folge einer Summe von mechanischen Faktoren. Man wird fragen, wie es denn möglich sei, daß Tiere, die ihrer Furcaläste beraubt sind, trotzdem ihre Schwimmbewegung beibehalten. Hierauf möchte ich erwidern. Allerdings trifft man manchmal Tiere, die ihre Furca eingebüßt haben. Bei ihnen macht sich der Verlust aber immer in einer sehr großen Unbeholfenheit geltend. Weibchen, die ihre Furca verloren haben, sind meist nicht mehr imstande, sich vom Boden zu erheben, oder, wenn sie es dennoch können, so ist es ihnen doch unmöglich, in normaler Lage horizontal zu schwimmen. Sie stehen dann fast aufrecht im Wasser, weil eben die steuernde Wirkung der Furca fehlt. Anders die Männchen. Bei ihnen kann die horizontale Lage um so eher beibehalten werden als die Schwere sie ständig in horizontaler Lage zu halten strebt. Wird nun das Abdomen, wie das meistens geschieht, ventralwärts gebogen, so kann der durch die Füße hervorgerufene Wasserstrom dazu dienen, den Körper aufzurichten. Sodann ist bei den Männchen die oben beschriebene Abwärtsbewegung der vorderen Füße viel stärker ausgeprägt als bei den Weibchen.

Noch ein anderes Moment muß die Überzeugung verstärken, daß wir es bei den Schwimmbewegungen von T. nur mit mechanischen Faktoren zu tun haben. Durch bestimmte Manipulationen kann man nämlich die Tiere zwingen, bei Beleuchtung von unten die Ventralseite abwärts zu kehren (s. folgendes Kapitel). Da sie zu gleicher Zeit positiv phototropisch werden, suchen sie in dieser verkehrten Stellung sich dem Boden des Aquariums zu

nähern. Das ist ihnen aber sehr erschwert, weil die rinnenförmige Ventralseite im Wasser auf großen Widerstand stößt. Dadurch wird der Körper aufgerichtet, anstatt sich nach vorn abwärts zu senken. Man sieht dann die Tiere, die Ventralseite schräg abwärts gekehrt, umherschwimmen. In dieser Lage liegt nach unseren bisherigen Untersuchungen der Schwerpunkt über dem Mittelpunkt des Wasserdrucks. Die Tiere befinden sich im labilen Gleichgewicht und mühen sich sichtlich ab, durch Balancieren mit der Furca die unnatürliche Stellung beizubehalten.

Die Beschwerung des Abdomens durch das Eisäckchen ist auch die Ursache der Erscheinung, daß die Weibchen oft beim senkrechten Abwärtsschwimmen sich nach der Ventralseite überschlagen und dadurch in Bauchlage kommen müßten, wenn nicht eine sofortige Wendung um die Längsachse die normalen Verhältnisse wieder herstellte.

Zum Schluß meiner Betrachtungen über die Schwimmbewegungen möchte ich noch kurz die Frage streifen, warum denn der Schwerpunkt nicht mit dem Mittelpunkt des Wasserdrucks zusammenfällt. Es scheint mir, die starke Chitinisierung der Rückenfläche — übrigens ein Schutzmittel gegen Verletzung beim Gleiten auf dem Untergrund — könne zum Teil die Ursache der Schwerpunktsverlagerung sein. Ähnlich dürfte auch der rückenständige Darm mit seinem zum Teil erdigen Inhalt wirken. Die Branchiopoden haben ja wohl alle die Gewohnheit, außer den im Wasser schwimmenden Partikelchen noch erdige Bestandteile vom Untergrund aufzunehmen. Diese schweren Körperchen müssen das spez. Gewicht das Darminhaltes vermehren und den Schwerpunkt nach der Dorsalseite verschieben.

4. Die Tropismen.

J. Loeb hat anläßlich seiner Arbeit über die Tropismen im Handbuch der vergl. Physiologie (85) folgende Definition gegeben: »Die Tropismen sind zwangsweise Orientierungen oder Progressivbewegungen zu oder von einer Energiemenge«. Dabei wird ein Hauptgewicht auf den Zwang gelegt. Das Tier wird gewissermaßen als Maschine betrachtet, die ganz unter der Herrschaft

der äußeren Umstände steht. Diese Zwangsmäßigkeit der tropistischen Reaktionen hat Loeb durch seine bekannte Theorie zu erklären versucht. Danach sollen symmetrische Organe des Tieres (oder der Pflanze) nur dann gleichmäßig funktionieren, wenn sie gleichen äußeren Kraftwirkungen ausgesetzt sind. Die beiden Körperhälften eines symmetrischen phototropischen Tieres könnten danach also nur dann gleiche Bewegung zeigen, wenn sie beide unter gleicher Einwirkung des Lichtes sich befinden. Gerade Fortbewegung ist nur möglich, wenn der betreffende Organismus sich symmetrisch zur Energiequelle bewegt, d. h. nach Loeb, wenn sich der Organismus zu oder von der Energiequelle bewegt. Die Bewegung der beiden Körperhälften wird nach Loebs Anschauungen so lange ungleich sein, bis der Organismus auf beiden Seiten von denselben Energiemengen getroffen wird, bis er mit seiner Längsachse die Richtung nach der Energiequelle einnimmt[1]).

Die tropistischen Reaktionen sind bei vielen Tieren mehr oder minder durch andere Lebensäußerungen verdeckt. Bei T. ist es hauptsächlich ein gewisser Raumsinn, der nebenher läuft und geeignet ist, die tropistischen Erscheinungen zu trüben. Er äußert sich erstens in der Tendenz, die Kanten und Ecken des Aquariums aufzusuchen, und zweitens in der Gewohnheit, beim Berühren der Aquarienwände diesen die Ventralseite zuzukehren und ihnen entlang zu schwimmen. Zuerst führte ich beide Erscheinungen auf Tropismen zurück. Die Ansammlung in den Ecken und Kanten beobachtete ich nämlich hauptsächlich bei Tieren, die sich infolge von positivem Phototropismus an der vorderen, dem Lichte zugewendeten Seite des Aquariums aufhielten. Die andere so typische Stellung bei derselben und anderen Gelegenheiten. Spätere Beobachtungen zeigten aber, daß beide Erscheinungen auch dann vorkommen, wenn von Phototropismus keine Rede sein kann, nämlich im Dunkeln. In anderen Fällen traten sie nicht nur auf der dem Licht zugewendeten Seite der Gefäße

1) Meiner Ansicht nach kann sich auch ein Organismus symmetrisch zu einer Energiemenge bewegen, wenn er nicht mit seiner Längsachse die Richtung nach der Energiemenge einnimmt. Die Energiequelle muß nur in der verlängert gedachten Medianebene liegen.

auf, sondern gleichzeitig auf allen Seiten. Vielleicht handelt es sich um eine Art Stereotropismus?

Bei der Orientierung mit der Ventralseite gegen die Wand des Aquariums kann die Längsachse des Körpers von T. jede beliebige Stellung zur Horizontalen einnehmen. In keinem Fall entspricht die Lage den im vorigen Kapitel entwickelten Prinzipien. Bei horizontaler Lage der Längsachse ist T. im freien Wasser nicht imstande, die Dorsoventralachse horizontal zu stellen. (S. weiter unten.) Der dorsalgelegene Schwerpunkt verhindert ihn daran. Anders an den Glaswänden. Hier wird durch die Bewegung der Füße das Wasser zwischen Körper und Wand entfernt, es entsteht offenbar in dem Zwischenraum ein verminderter Druck, und der Körper wird dadurch, wie die Beobachtung zeigt, mit der Ventralseite an die Wand gepreßt.

a) Geotropismus.

Mc Ginnis beschreibt in ihrer Arbeit über Branchipus serratus (86) einige Versuche, die dartun sollen, daß die von ihr studierte Spezies in der Dunkelheit negativ, im Lichte dagegen positiv geotropisch reagiere. Die Versuche machen mir keinen sehr vertrauenerweckenden Eindruck. »Satiram non scribere difficile est«, wenn Verfasserin die Frage aufwirft, ob die größere Geschwindigkeit des Abwärtsschwimmens im Vergleich zur Aufwärtsbewegung eine Äußerung des Geotropismus sei. In diffusem Licht, schreibt die Autorin, schwimme Br. immer am Boden herum, und wenn man ihn in einen hohen Glaszylinder bringe, so begebe er sich sofort auf den Boden des Gefäßes, wenn das Licht nicht so stark sei, daß es einen richtenden Einfluß auf die Tiere ausübe. Gerade die Bemerkung über den Einfluß »zu starken Lichtes« läßt mich vermuten, daß Mc. Ginnis es mit nicht normalen Exemplaren zu tun gehabt hat. T. jedenfalls zeigt im ausgewachsenen Zustand unter normalen Bedingungen keinerlei geotropische Einstellung. Es sei denn, daß man die mechanische Einstellung der Schwimmbewegungen als Geotropismus auffassen wollte. Am allerwenigsten sind die Tiere im Dunkel negativ geotropisch. Erschöpfte Tiere hielten sich in der Dunkelheit immer näher dem Boden auf, konnten aber durch Beleuchtung zum Umherschwimmen gebracht werden.

Ein Aquarium mit erwachsenen Tieren bedeckte ich mit schwarzem Karton, so daß das Licht vollkommen abgeschlossen war, und stellte es überdies in den Dunkelraum. Nach einigen Stunden fand ich die Tiere vollkommen gleichmäßig verteilt, und dies so oft ich auch von neuem nachsah. Wiederholungen des

Versuchs zeitigten dasselbe Resultat. In meinen Zuchtaquarien konnte ich keinerlei geotropische Reaktion konstatieren.

Anders verhielten sich die eben ausgeschlüpften jungen Tiere.

Am 2. XI. 16, nachmittags 2½ Uhr, brachte ich ein Quantum Erde vom Eichener See in ein zylindrisches Gefäß von 5 cm Weite und 16 cm Höhe, füllte das Glas mit Wasser und stellte es ins Freie. Am 3. XI. um 5 Uhr abends, als es bereits stark dämmerte, fand ich eine Menge Nauplien darin. Alle aber waren am Boden. Beim Anstoßen des Glases fingen sie an zu schwimmen, sanken aber bald wieder auf den Boden zurück, sobald die Bewegung der Ruderantennen (die am Anfang noch nicht kontinuierlich ist) aufhörte. Beleuchtete ich aber die Tiere mit der Lampe, so waren sie sofort imstande, sich vom Boden zu erheben und die Oberfläche des Wassers zu gewinnen. Um 10 Uhr abends fand ich die gleiche Verteilung. Am andern Morgen aber waren die Tiere in der ganzen untern Hälfte des Gefäßes verteilt.

Ein zweiter Versuch gab dasselbe Resultat. Noch am dritten Tag nach dem Ausschlüpfen konnte ich durch Bedecken des Glases mit schwarzem Karton ¾ der Tiere veranlassen, sich auf den Boden niedersinken zu lassen. Am andern Morgen desgleichen. Am 5. Tag war beim Aufdecken nur noch ein verschwindend kleiner Teil am Boden zu finden, der sich jedesmal, wenn dem Licht der Zutritt gestattet wurde, vom Boden erhob. Am 6. Tag endlich konnte Verdunkelung keine Änderung der gleichmäßigen Verteilung im Gefäß mehr hervorbringen. Die Bewegung der Antennen war kontinuierlich geworden.

Eine Anzahl anderer Versuche ergab ganz das gleiche Resultat. Immer waren die frischausgeschlüpften Tiere durch Verdunklung zum Absinken auf den Boden zu bringen. Mit zunehmendem Alter flaute die Erscheinung ab, um am 5. Tage jedesmal aufzuhören. Zugleich waren die Tiere immer solange positiv phototropisch, bis die Ruderbewegung kontinuierlich geworden war und der »Geotropismus« aufhörte.

Haben wir es hier nun mit echtem Geotropismus zu tun oder wird uns dieser nur vorgetäuscht? Man könnte nach dem, was ich oben gesagt habe, vermuten, es handle sich um eine rein phototropische Erscheinung. Tatsächlich schwimmen die Tiere auf die Seite der Lampe, nach oben, wenn dieselbe sich dort befindet, nach der Seite, wenn das Licht dorther einfällt. Aber bei Seitenbeleuchtung verteilen sich die Tiere doch auch nach oben in jeder Höhe des Gefäßes. Diese Ausbreitung nach oben ist um so stärker, je größer die Intensität des Lichtes ist. Beobachtete ich die Tiere

des Nachts bei Mondschein (ca 1 MK), so waren sie nur imstande, sich wenige Zentimeter über den Boden des Gefäßes zu erheben. Beobachtete ich aber beim Licht einer elektrischen Taschenlampe, so verteilten sie sich im ganzen Raum nach oben. Es ist also der Mangel an Licht, der die Tiere zwingt, den freien Wasserraum zu verlassen. Dabei schwimmen die Tiere nicht etwa abwärts, sondern sinken trotz ihrer —sehr langsamen und unterbrochenen — Ruderschläge zu Boden, ohne eine andere Richtung anzunehmen. Die Eigenbewegung der Tiere genügt ohne den schon erwähnten (s. Kapitel »Züchtung«) und später näher zu beschreibenden Lichtstimulus nicht, um die Tiere »über Wasser« zu halten. Die Erscheinung ist somit nicht tropistischer Natur, sondern eine Folge der erst allmählich sich entfaltenden Körperkraft und Ruderfähigkeit und der erregenden Wirkung des Lichts.

b) Thermotropismus.

Über die Beziehungen von Branchipus zur Temperatur sind wir durch Abonyi und Mc. Ginnis unterrichtet (1,86). Ersterer berichtet von B. diaphanus: »Oberhalb von 19° gehen sie alle zugrunde (Azonban 19° C felül esö hömér sékleten elpus ulnak)«. Aus den Versuchen von Mc. Ginnis geht hervor, daß Br. serratus unterhalb 8° positiv und oberhalb 16,5° negativ thermotropisch reagiert. Mc. Ginnis bezeichnet als Optimum für Br. serratus das Temperaturgebiet von 14—17°, teilweise unter der Voraussetzung, daß das Tier außerhalb des Optimums positiv oder negativ thermotropisch reagiere, je nachdem es sich im Temperaturgebiet über oder unter dem Optimum befinde.

Ähnliche Resultate habe ich bei Tanymastix erhalten. Besonderes Gewicht möchte ich dabei dem Umstand zumessen, daß T. unter natürlichen wie unter künstlichen Bedingungen diesen Thermotropismus zeigt, und daß der natürliche und der künstliche Thermotropismus genau miteinander übereinstimmen.

In erster Linie konstatierte ich negativen Thermotropismus der Tiere am 4. IV. 16 im Eichener See. Wie schon oben erwähnt wurde, hielten sich die Tiere nur in dem Temperaturbereich unterhalb 16° auf und mieden das wärmere Ufer.

Zum zweitenmal konstatierte ich den Thermotropismus am 17. November desselben Jahres. Wie oben berichtet, hielt ich die Tiere oft zwischen den Doppelfenstern, um einer zu starken Erwärmung im geheizten Zimmer vorzubeugen. Die Nächte waren damals kalt, und so kam es, daß die Temperatur in einem der Zuchtaquarien bis unterhalb 6° sank. Nun war ich erstaunt, am Morgen die Tiere fast alle an der Seite des Aquariums zu finden, die dem inneren Fenster am nächsten war. Ich dachte zunächst an negativen Phototropismus, wurde aber bald eines besseren belehrt durch die Beobachtung, daß die Tiere nicht, wie es bei negativem Phototropismus hätte sein müssen, vom schräg einfallenden Himmelslicht abgewendet auf der Zimmerseite des Aquariums am Boden des Gefäßes sich befanden, sondern dem Zimmer zugewendet, nahe an der Wasserfläche. Es handelte sich um ein zylindrisches Gefäß von 10 cm Höhe und 15 cm Breite. Die Tiere waren 10 Tage alt. Außerhalb des Hauses betrug die Temperatur 1° C, im Zimmer dagegen 20° C. Direkt unterhalb des inneren Fensters befand sich ein Radiator der Zentralheizung, deren Wasser etwa 60° C aufwies. Mit einem in Zehntelgrade geteilten Thermometer maß ich nun die Temperaturen an verschiedenen Stellen des Wasserraumes und fand:

am Boden auf der Außenseite . . . . 5,57°,
an der Fläche auf der Außenseite . . 5,72°,
an der Fläche auf der Innenseite . . 5,90°.

Es bestand somit auf einer Strecke von ca. 18 cm ein Temperaturgefälle von 0,33° C.

Am 18. XI. betrug das Temperaturgefälle 8,63—8,13 = 0,50°. Die Verteilung war die gleiche wie am Tage vorher.

Ich goß nun den Inhalt des Glases in ein Aquarium von 10 cm Breite, 10 cm Höhe und 18 cm Länge. Infolge des Umrührens beim Übergießen wurde die Temperatur ausgeglichen und die Tiere zeigten nach einer kurzen Ansammlung am belichteten Ende ganz gleichmäßige Verteilung.

Am 19. betrug die Temperatur in dem neuen Gefäß, das mit der Längsrichtung quer zur Fensterwand aufgestellt worden war,

im Mittel 12,5°, am 20. 12,3° und am 21. 9,3° C. Die Tiere waren in diesen drei Tagen ganz gleichmäßig verteilt.

Am 23. XI. hingegen betrug das Temperaturgefälle

$$7{,}13 - 6{,}58 = 0{,}55°.$$

Wieder waren die Tiere nur an der inneren wärmeren Seite nahe an der Oberfläche zu finden. Als dann am Nachmittag die Temperatur auf 11,35 und 11,77 gestiegen war, das Gefälle somit 0,42° betrug, zeigte sich keine Spur einer ungleichmäßigen Verteilung.

Abends um 10 Uhr betrug die Temperatur noch 8,25 und 8,48°, das Gefälle somit nur 0,23°. Gleichwohl waren die Tiere ausgesprochen thermotropisch verteilt. Ebenso am andern Tag, wo die Temperatur 7,99 und 8,24, das Gefälle also 0,25° betrug.

Die Länge der Tiere betrug höchstens 1 cm, bei den meisten aber weniger. Das Temperaturgefälle erstreckte sich aber auf eine Strecke von 20 cm. Daraus berechnet sich für die Tiere eine Unterschiedsempfindlichkeit von nur 0,012°.

Einen ähnlichen Wert führt Verworn für Paramaecium aurelia an, nämlich der Wert 0,01°. Meine Zahl gilt indessen nur für die größten der verwendeten Exemplare. Für die anderen müßte ein noch kleinerer Wert sich ergeben.

Außer diesen Beobachtungen unter mehr oder weniger natürlichen Bedingungen habe ich noch einige Versuche über den Thermotropismus von T. angestellt.

Mc Ginnis benutzte zu ihren Versuchen über den Thermotropismus von Branchipus ein Aquarium, dessen eine Ecke mit Eis auf 8° abgekühlt wurde, während die andere, diagonal gegenüber liegende, durch eine Flamme erhitzt, eine Temperatur von 30° aufwies. Eine solche Anordnung halte ich für ungünstig, weil dabei sicher Konvektionsströme auftreten. Das wird vermieden, wenn das künstlich hergestellte Temperaturgefälle sich nicht in horizontaler sondern in vertikaler Richtung erstreckt.

In einem ersten Versuch füllte ich in einen Glaszylinder von 5 cm Weite und 16 cm Höhe gleiche Mengen Wasser von 0, 5, 10, 15, 20, 25, 30 und 35°. Das Wasser goß ich vorsichtig, um Vermischung zu vermeiden, auf einen im Gefäß befindlichen Kork von 4½ cm Durchmesser. Den untersten Teil des Gefäßes stellte ich in eine Mischung von zerkleinertem Eis und Wasser, während der obere Teil frei in die Zimmeratmosphäre ragte, deren Temperatur 20° C betrug. Ich erhielt so ein konstantes Ansteigen der Temperatur von 4° an aufwärts. Die Temperatur wurde mittels einer Serie von

Thermometern in verschiedener Höhe gemessen. Mit einer Pipette brachte ich nun 10 Tiere im Alter von 12 Tagen in das Gefäß hinein an der Stelle, wo die Temperatur 17° C betrug. Sofort nach dem Einbringen schwammen die Tiere rapid abwärts und gelangten so in die Schichten von 8° und weniger. 5 davon machten hier kehrt und bewegten sich nun dauernd zwischen 9 und 16°. Beim Vorstoßen in die Regionen über 16° machten sie jeweils sofort kehrt. Dabei fand die Drehung aber nicht nach der Seite statt, wie man nach der Loebschen Theorie erwarten sollte, sondern sie erfolgte nach rückwärts durch Ausbiegen der Furca nach der Dorsalseite. Die 5 andern Exemplare gelangten in den Raum, wo die Temperatur nur noch 4° C betrug und konnten infolge der durch die Abkühlung bedingten Verlangsamung der Ruderbewegungen nicht wieder in die wärmeren Regionen emporsteigen.

In einem zweiten Versuch schichtete ich Wasser von 0—21° auf und brachte 5 Nauplien im Alter von 2 Tagen hinein. Sie verteilten sich alle im Raum zwischen 8 und 16° mit Ausnahme eines Exemplars, das auch in die Regionen unterhalb 5° geriet und sich von dort nicht mehr erheben konnte. Diese Flucht nach den kälteren Stellen, die jedesmal eintrat und einzelne Tiere bis unter die 5°-Region hinabführte, scheint mir davon herzurühren, daß beim Einbringen der Pipette in das Versuchsgefäß das in der Pipette enthaltene Wasser in dem wärmeren Wasser der oberen Schichten nach unten sinkt und plötzlich durch warmes Wasser ersetzt wird. Dadurch werden die Tiere stark negativ thermotropisch und beginnen eine fluchtartige Bewegung nach den kälteren Schichten.

In der Folge konnte ich diesem Übelstand dadurch begegnen, daß ich die Tiere nicht mehr mit der Pipette in das Versuchsgefäß brachte, sondern mittels eines kleinen Glastroges, der mit Hilfe eines an ihm befestigten Glasstabes so in das Gefäß eingebracht wurde, daß seine Öffnung nach oben schaute. War dann der Glastrog in solcher Tiefe angelangt, daß die äußere Temperatur niedriger war als die innere, so drang das kältere äußere Wasser in den Trog hinein, und die Tiere suchten sich schleunigst in wärmere Schichten zu retten. Die Aufwärtsbewegung geschah aber nicht so schnell wie in den vorhergehenden Versuchen die Abwärtsbewegung und ein »über das Ziel hinaus Schießen« konnte ich nicht mehr beobachten.

Ein solcher Versuch sei hier noch kurz beschrieben. Ich verwendete dazu Wasser von 6—25° und brachte in das Gefäß 4 ausgewachsene Männchen und 2 gleichaltrige Weibchen. Die Tiere kamen aus einem Aquarium, dessen Temperatur 6° C betragen hatte. Gleichwohl bewegten sie sich ständig während 50 Min. im Gebiet zwischen 8 und 16,5° C. Nur ein Weibchen geriet in das Gebiet über 17°. Dort zeigte es deutlich sein Unbehagen, wandte sich um und geriet bei der lebhaften Abwärtsbewegung in den Raum unterhalb 8°. Von dort konnte es sich aber leicht wieder erheben. Nachdem der Versuch 50 Minuten gedauert hatte, betrug die Temperatur an der Wasserfläche noch 19,5° C.

Andere Versuche zeigten dasselbe Ergebnis. Oberhalb 16° und unterhalb 9° Umkehr der Tiere, negativer bzw. positiver Thermotropismus.

So stimmen die experimentell erhaltenen Werte genau mit denen überein, die ich durch Beobachtung in der freien Natur und in den Aquarien ermittelt hatte.

Wir werden wohl nicht fehlgehen, wenn wir das Temperaturintervall, in dem sich T. gegenüber dem Temperaturgefälle indifferent verhält, als das Temperaturoptimum unserer Spezies bezeichnen. Dies um so eher, als die Temperaturen oberhalb 16° für die Tiere fatal sind und Temperaturen unterhalb 8° die Sterblichkeit erhöhen. Wir werden später wieder auf dieses Temperaturintervall zurückkommen müssen bei der Besprechung der Temperaturkurve der Ruderbewegung. In dieser Kurve nämlich wird sich das Optimum durch ein besonders abgesetztes Kurvenstück deutlich abzeichnen.

c) Phototropismus.

Über den Phototropismus von Branchipus haben sich neuerdings Abonyi, Holmes und Mc Ginnis geäußert (3, 62, 86). Im allgemeinen herrscht die Ansicht, Br. sei unter allen Umständen bei einseitiger Beleuchtung positiv phototaktisch. So berichtet Abonyi, die frisch ausgeschlüpften Nauplien von Br. seien stark positiv und hielten sich während der ersten Tage immer an der Fensterseite der Aquarien auf. Später verschwinde dann diese Orientierung zum Tageslicht, hingegen könnten die Tiere durch Lampenlicht zur Ansammlung auf der Lichtseite veranlaßt werden und das bessonders dann, wenn das Wasser trübe geworden sei.

(»A felnött Branchipus-okat figyelve azt észleltem, hogy azok a rézsutosan jövö nappali világossàgban nem gyülekeztek a fény felé esö részen, ellenben ha este lámpával kozelitettem feléjük, valamennyien a fényforrás felé usztak, kulönösen akkor, ha a víz kissé zavaros volt.« l. c. Nr. 3.)

Danach können wir die phototropischen Reaktionen von Br., und nach meiner Untersuchung auch diejenigen von T., in zwei Kategorien einteilen: Erstens in die photischen Reaktionen der eben ausgeschlüpften Nauplien und zweitens in die Reaktionen der erwachsenen Tiere.

Zwischen beiden besteht der große Unterschied, daß die Reaktionen der Nauplien unter allen Umständen immer nach dem Ausschlüpfen in Erscheinung treten, während die Reaktionen der

älteren Tiere an ganz besondere Umstände gebunden sind. Sie treten nämlich nur dann ein, wenn das Wohnmedium für die Tiere ungünstig geworden ist oder die Krebse sonst irgendwie in ihren Lebensbedingungen gestört werden.

Zunächst zum Phototropismus der Nauplien:

Übergießt man Erde, die T.-eier enthält mit Wasser, so sind nach 24 Stunden die Nauplien an der Vorderseite (darunter verstehe ich immer die dem Lichte zugewendete Seite) des Glases zu finden. In dem übrigen Teil des Gefäßes befinden sich keine Tiere oder doch nur solche, die eben dort aus dem Ei geschlüpft sind und nun der Vorderseite zustreben. Beleuchtet man das Glasgefäß, worin sich die Tiere befinden, mit einer Lampe, so sammeln sie sich an der der Lampe zugewendeten Seite an. Durch Verschieben der Lichtquelle lassen sie sich an jede Stelle des ganzen Gefäßumfanges bringen. Also deutlich positiver Phototropismus. An der Vorderseite des Gefäßes schwimmen die Tiere längs der Glaswand, indem sie dieser entweder eine Lateralseite oder den Kopf zukehren. Es ist mir unter meinen vielen Kulturen nicht eine einzige begegnet, wo die Nauplien nicht diesen positiven Phototropismus aufgewiesen hätten. Sehr leicht läßt sich der Phototropismus auch mittelst der Heßschen Versuchsanordnung demonstrieren (58, 59).

In ein Aquarium von den Dimensionen 10:10:18 cm brachte ich am 4. XII. 16 Erde vom Eichener See und übergoß sie mit Wasser. Das Aquarium stellte ich in den Dunkelraum und beleuchtete es von einer der Querseiten (10 : 10 cm) mit einer Metallfadenlampe à 25 MK aus einer Entfernung von 50 cm, von der Mitte des Aquariums aus gemessen. Am 5. XII. um 10 Uhr morgens fand ich an der Vorderseite des Aquariums eine Menge Nauplien, die zum großen Teil mit dem Kopfe gegen die Lichtquelle gewendet waren. Die Temperatur betrug 12,4° C. Am 6. um 9 Uhr morgens war immer noch der überwiegende Teil der Krebse an der Lichtseite zu finden. Aber die Tiere kehrten jetzt nicht mehr dem Licht konstant den Kopf zu, sondern schwammen an der Glasfläche hin und her und unternahmen auch einzelne Exkursionen nach dem übrigen Teil des Gefäßes. Am 7. um 10 Uhr zeigten sich bereits einige Tiere gegenüber dem Licht indifferent und am 8. nachmittags um 3 Uhr war der Phototropismus vollständig verschwunden.

Interessant ist, daß nur die ganz frisch ausgeschlüpften Tiere in der Richtung der Lichtstrahlen schwimmen, und auch da immer Abweichungen von dieser Richtung vorkommen, trotzdem der positive Phototropismus beibehalten wird. Oft sah ich solche

Tiere ein paar Sekunden lang mit dem Kopf gegen das Licht gekehrt an der Glaswand sich abmühen, dann vertauschten sie ihre Richtung mit der dazu senkrechten und begannen sich längs der Glaswände zu tummeln, gleichgültig ob sie dabei dem Lichte die Seite oder den Bauch zuwandten. Häufig sah ich sie auch in den Ecken des Aquariums sich aufhalten. Dort vollführten sie fruchtlose Bewegungen senkrecht gegen die Wand, oft aber nach der Seite des Gefäßes, die parallel zu den Lichtstrahlen stand, so daß also die Tiere sich mit ihrer Längsachse senkrecht zu dem Lichteinfall bewegten.

Die phototropische Einstellung der Tiere war schon bei äußerst schwachem Licht zu konstatieren. Brachte ich eine Lampe von 25 MK in eine Entfernung von 5 m vom Aquarium, so sammelten sich die Tiere deutlich an dem dem Lichte zugewendeten Ende des Gefäßes an, obwohl die Beleuchtungsintensität nur noch 1 MK betrug. Anderseits war auch das stärkste Licht nicht imstande, den Phototropismus der Tiere umzukehren. Im Gegenteil, als ich eine Lampe von 100 MK dem Aquarium auf 10 cm näherte, die Lichtstärke an der Vorderseite des Gefäßes also 10000 MK betrug, blieb die Ansammlung der Tiere ganz dieselbe oder wurde eher noch dichter. Nur in einem Fall konnte ich eine Flucht der Nauplien vor dem Lichte beobachten. Anläßlich der Untersuchungen über den scheinbaren Geotropismus der jungen Tiere war ich genötigt, die verdunkelten Versuchsgefäße plötzlich zu erhellen, um die Verteilung der Tiere in der Dunkelheit beurteilen zu können. Bei einem solchen Versuch beobachtete ich am 2. Tage beim Erhellen des Gefäßes ein äußerst kurz andauerndes Ausweichen der Tiere nach der dem Lichte abgewandten Seite.

Die Stärke des eben beschriebenen Phototropismus geht deutlich daraus hervor, daß es leicht gelingt, die Tiere durch Beleuchtung von unten auf den Boden des Versuchsgefäßes zu bannen, wo sie nach einigen Tagen zugrunde gehen.

In ein rechteckiges Aquarium von 13 cm Länge, 6 cm Breite und 16 cm Höhe brachte ich Erde aus dem Eichener See und verteilte sie so am Boden des Gefäßes, daß der mittlere Teil desselben, etwa der Hälfte der Bodenfläche entsprechend, davon frei blieb. Das Gefäß füllte ich mit Wasser, umhüllte es mit Ausnahme der Bodenfläche mit lichtdichtem schwarzem Papier und

beleuchtete es mit Hilfe eines Spiegels von unten. Am folgenden Tag fand sich im ganzen Raum des Gefäßes kein einziger Nauplius. Beim Abdecken aber erhoben sich vom Boden eine ganze Anzahl davon, die bisher in Seitenansicht gar nicht zu sehen gewesen waren. Deckte ich das Gefäß wieder zu und verhinderte ich damit den Zutritt des Tageslichts von vorn und von oben, so begaben sich die Nauplien sofort wieder an den Boden des Gefäßes, indem sie den Körper abwärts wandten und kräftig nach unten ruderten. Der Versuch ließ sich beliebig oft während der ersten beiden Tage wiederholen. Am zweiten Tage abends waren nur noch 3 Exemplare am Leben. Ich ersetzte die Untenbeleuchtung nun durch Seitenbeleuchtung, indem ich eine Schmalseite des Glases unbedeckt ließ. Auch hier zeigten sich die Tiere deutlich positiv phototropisch. Am dritten Tag waren alle tot.

Meine Ansicht über den biologischen Wert dieses Phototropismus habe ich bereits früher (s. Allgemeines zur Biologie S. 8) angedeutet. Er liegt darin, daß die Tiere gezwungen werden, das freie Wasser aufzusuchen und ist um so größer, als durch die tropistische Reaktion die schwachen Bewegungen der jungen Tiere auf eine einzige Richtung konzentriert werden. Die Larven gelangen ins freie Wasser und können auch in hellen Nächten dort bleiben, da bereits das schwache Mondlicht den Phototropismus auszulösen und die Bewegung anzuregen vermag. In dunklen Nächten aber, wenn der Himmel bedeckt ist und der Regen die zarten Tiere verletzen könnte, fehlt der Phototropismus, die Tiere sinken in die schützenden Tiefen ihres Wohnmediums zurück.

Was nun den Phototropismus der älteren Tiere, etwa vom 6. Tage an betrifft, so habe ich schon oben darauf hingewiesen, daß er nur dann auftritt, wenn ungünstige Umstände in der Umgebung der Tiere herrschen. Unter normalen Bedingungen habe ich diesen Phototropismus nie angetroffen. Wenn ich in meinen Kulturen die Tiere an der Lichtseite angesammelt fand, so konnte ich mit Sicherheit darauf zählen, am andern Tag eine große Anzahl derselben tot vorzufinden.

Oft beobachtete ich den Phototropismus dann, wenn ich eine große Menge der Tiere in einem kleinen Gefäß transportierte und die Tiere den Sauerstoff des Wassers rasch aufbrauchten, aber auch dann, wenn die Temperatur des Wassers mehr als 16° betrug. In diesem Fall konnte allerdings der Phototropismus durch den Thermotropismus verdeckt sein. Ferner sah ich äußerst deutliche Einstellung der Tiere gegen das Licht und Ansammlung

auf der Lichtseite, wenn ich meinen Fängen zum Zweck der Konservierung Formol zusetzte.

Anläßlich einer Exkursion am 22. III. 16 brachte ich eine große Anzahl ausgewachsener Exemplare von T. in ein etwa ½ l fassendes Glasgefäß. Nach kurzer Zeit machte sich eine Ansammlung der Tiere auf der Lichtseite bemerkbar. Durch Zugießen frischen Wassers von 11,5° wurde sie sofort behoben. Zum Konservieren der Tiere goß ich nun Formol in das Gefäß. Sofort hörte die gleichmäßige Verteilung auf. Die Tiere drängten sich förmlich nach der Seite, von der die Sonne das Gefäß beschien, und fielen dann dort tot zu Boden.

Eine große Anzahl Tiere, die vom Transport ziemlich mitgenommen waren, brachte ich in eine Porzellanwanne unter und fing an, den Fang bei Lampenlicht von Pflanzenresten zu säubern. Das Licht befand sich eine Strecke rechts vom Gefäß, so daß die ihm zunächst gelegenen Teile des Inhaltes durch die eine Wand beschattet wurden. Alsbald begannen auch die Tiere sich in großer Anzahl an der stärker belichteten Seite einzufinden, bis schließlich nur noch etwa ein Fünftel im dunkleren Teil übrig war. Der Übergang zwischen Licht und Schatten war ein ganz allmählicher und auch der beschattete Teil des Gefäßes nicht so dunkel, daß ich dort meine Sortierungsarbeit nicht hätte ausführen können. Gleichwohl sammelten sich die Tiere auf der stärker beleuchteten Seite an, wiewohl dieselbe vom Licht abgewendet war. Am andern Morgen waren die Krebse alle tot.

Außer diesen wenigen mehr zufälligen Beobachtungen könnte ich noch eine ganze Anzahl anführen, möchte aber nun einige Versuche beschreiben, die weiter zur Klarstellung der tropistischen Erscheinungen beitragen sollen:

Versuch 1. Eine Anzahl der Tiere wurden in einer irdenen Schale aufgezogen, die in einiger Entfernung vom Fenster so aufgestellt war, daß der vordere Rand etwa die Hälfte des Gefäßes beschattete. Die Tiere wurden einen Monat lang, d. h. vom 14. X. bis 10. XI. 16 ständig beobachtet. Nie aber fand ich eine andere als regellose Verteilung.

Versuch 2. Am 27. X. 16 brachte ich eine größere Anzahl Tiere in ein Aquarium von den Dimensionen 10:10:18 cm, stellte dasselbe so auf das Fensterbrett, daß eine der beiden quadratischen Seiten dem Lichte zugekehrt war und verhüllte es mit Ausnahme der vorderen Seite mit lichtdichtem Papier. Trotz der einseitigen Belichtung trat aber keine Phototaxis ein, die hundert Tiere blieben ganz gleichmäßig verteilt. Nach einer Stunde rührte ich den Inhalt des Gefäßes um. Sofort trat wenigstens bei einem Teil der Tiere positiver Phototropismus ein, während ein Teil indifferent blieb und etwa zwei Drittel sich an der vom Lichte abgewendeten Seite des Gefäßes ansammelten. Also deutlich ausgeprägter positiver und negativer Phototropismus. Eine Wiederholung des Versuchs ergab dasselbe Resultat. Nach einiger Zeit verwischte sich die Anordnung der Tiere, sie waren wieder gleichmäßig verteilt.

Der eben beschriebene Versuch stellt die einzige Gelegenheit dar, bei der ich negativen Phototropismus bei T. beobachten konnte. Ich muß daher sein regelmäßiges Vorkommen bei T. in Frage ziehen.

Versuch 3. Am 17. XI. 16 brachte ich 24 Tiere in einem Aquarium von 18 cm Länge und je 10 cm Breite und Höhe ins Dunkelzimmer und beleuchtete sie aus einer Entfernung von 1 m mit einer Metallfadenlampe von 25 MK. Die Längsachse des Aquariums war dem Lichte zugewendet. Um 10 Uhr 50 Min. betrug die Temperatur in dem Versuchsgefäß 2,7° C. Phototaktische Reaktion trat keine ein. Bis um 11 Uhr abends stieg die Temperatur auf 14,6°, ohne daß ich eine Reaktion hätte bemerken können. Während des Tages kontrollierte ich den Versuch 9mal. Am andern Morgen betrug die Temperatur 12,7°. Wieder keine Reaktion. Bei normalen Verhältnissen scheint phototaktische Reaktion innerhalb des Temperaturgebietes von 2—14° also nicht aufzutreten.

Dieselben Tiere verwendete ich nun zu

Versuch 4. Ich rührte das Wasser des Gefäßes mit einem Glasstab kräftig um. Alsbald trat auch die phototaktische Reaktion ein und die Tiere sammelten sich an der Vorderseite des Gefäßes an. Zugleich begannen sie mit der Ventralseite gegen das Licht gekehrt dort auf und ab, hin und her zu schwimmen. Brachte ich nach dem Umrühren das Licht über das Gefäß in eine Entfernung von 50 cm von der Wasserfläche, so sammelten sich alle Tiere mit Ausnahme von dreien in der oberen Hälfte des Gefäßes. Die meisten schwammen dicht an der Wasserfläche dahin. Nach einiger Zeit verlor sich die Reaktion und die Tiere waren wieder gleichmäßig verteilt.

Versuch 5. Am selben Tag unternahm ich mit denselben Tieren folgenden Versuch. Nachdem die ungleiche Verteilung der Tiere ganz verschwunden war, brachte ich die Lampe durch sehr langsame Bewegung von der einen Seite des Aquariums über die Wasserfläche, wobei ich darauf achtete, daß die Entfernung zwischen der Lampe und der Mitte des Gefäßes immer dieselbe blieb. Es erfolgte keine Reaktion. Auf dieselbe Weise brachte ich nun die Lampe unter das Gefäß. Nun drehten sich einige wenige Tiere um und nahmen Bauchlage ein, kehrten also die Ventralseite nach unten gegen das Licht. Hierauf brachte ich die Lampe wieder nach oben. Alsbald begannen sich die Tiere an der Wasseroberfläche anzusammeln, nur 3 blieben in der unteren Hälfte des Aquariums. Dann änderte ich die Beleuchtung plötzlich dadurch, daß ich die Lampe so schnell wie möglich unter das Gefäß brachte. Sofort drehte sich die ganze Gesellschaft wie auf Kommando auf den Bauch, mit Ausnahme dreier Exemplare und begann sich am Boden des Gefäßes anzusammeln. Bei jeder Änderung der Beleuchtungsrichtung folgten die Tiere jetzt der Lampe, gleichgültig, ob ich dieselbe vorn, hinten, oben, unten, rechts oder links vom Gefäß placierte. Immer kehrten die Tiere dem Licht die Bauchfläche zu, wenn die Beleuchtung von oben geschah. Geschah sie aber von der Seite oder von unten, so behielten immer einige Tiere ihre normalerweise angenommene Lage bei und bewegten sich an der Glasfläche hin und her. Ließ ich

zum Schluß das Licht an einem Ort stehen, so verwischte sich die Verteilung der Tiere bald.

Versuch 6. Am 24. XI. 16 brachte ich eine Anzahl Tiere in einem rechteckigen Aquarium in den Dunkelraum und beleuchtete sie von der Seite aus einer Entfernung von 50 cm mit einer Lampe von 25 MK. Dabei vermied ich schroffen Beleuchtungswechsel. Es erfolgte keine Reaktion. Nun brachte ich die Lampe unter das Gefäß in eine Entfernung von 10 cm vom Boden des Gefäßes, wieder unter Vermeidung schneller Bewegung. Nun zeigten die Tiere zwar keine Ansammlung auf der Lichtseite, aber einige von ihnen kehrten den Bauch nach abwärts. Alle schwammen wie gewöhnlich in allen möglichen Richtungen durch das Wasser. Die Drehung der wenigen Tiere geschah mit einem Ruck. Die Bauchlage erschien unstabil und wurde bald wieder verlassen. Bei nachfolgender Seitenbeleuchtung erfolgte keine Reaktion.

In andern Fällen, wo auch die Ansammlung an der Lichtseite ausblieb, beobachtete ich einige Tiere, die konstant ihre Ventralseite dem Lichte zuzuwenden sich bestrebten. Im freien Wasser gelang dies ihnen nur ungenügend. Sie schwammen dann mit horizontaler Längsachse und schräg gestellter Dorsoventralachse quer zum Lichteinfall. Andere schwammen immer nur in der Richtung vom Lichte hinweg oder auf das Licht zu, wobei die Bewegung vom Lichte weg immer inschräger, die Bewegung zum Licht aber in horizontaler Lage ausgeführt wurde, so daß in jedem Fall beide Augen des Tieres vom Lichte gleichmäßig getroffen wurden. Diese Einstellung in die Radlsche Normallage (s. Radl 105) war immer der Vorläufer der Ansammlung auf der Lichtseite. Die Schrägstellung der Dorsoventralachse beim Schwimmen quer zum Lichteinfall wurde immer durch schraubenförmige Abdrehung der Furca erreicht.

Der oben angeführte Versuch, bei dem durch raschen Beleuchtungswechsel der Phototropismus hervorgerufen wurde, konnte an denselben und andern Tieren beliebig oft wiederholt werden. Ferner reagierten die Tiere deutlich positiv phototropisch, wenn das Licht wiederholt angezündet und wieder abgelöscht wurde. Immer trat zuerst die Normallage in Erscheinung, ehe die Ansammlung an der Lichtseite erfolgte. Sie dürfte eine besondere Art von Phototropismus darstellen. (S. die theoretische Würdigung weiter unten S. 51.)

Versuch 7. Nachdem ich in den Zuchtaquarien mehrfach die Beobachtung gemacht hatte, daß die Tiere infolge Ansteigens der Temperatur über 16°

positiv phototropisch wurden, beschloß ich, die Erscheinung durch einen Versuch nachzuprüfen. Zu dem Zweck erwärmte ich ein Gefäß mit etwa 25 Tieren langsam auf 23,5° C und beobachtete das Verhalten der Tiere nach der Abkühlung auf normale Temperatur. Schon im diffusen Tageslicht zeigten die Tiere ausgesprochen phototropische Verteilung, noch mehr aber als ich sie im Dunkelraum einer einseitigen Beleuchtung von 1—10000 MK unterwarf. Nur etwa ein Fünftel der Tiere sammelte sich nicht an der Lichtseite an, aber auch diese wenigen zeigten die Normallage. Der Phototropismus der Tiere hielt in den folgenden Tagen konstant an. Die Sterblichkeit der Tiere nahm immer mehr zu, nach 8 Tagen lebten von ihnen nur noch 3, nach weiteren 2 Tagen keines mehr.

In meinen Kulturen kam es in einigen Fällen zu Fäulnisprozessen, wobei das Wasser sich trübte und allmählich einen üblen Geruch annahm. Diese Prozesse machten sich immer zuerst in dem stark ausgeprägten positiven Phototropismus der in den betreffenden Gefäßen enthaltenen Tiere geltend. Der Sauerstoffmangel und der hohe Gehalt an Kohlensäure schienen mir die Ursache dieses Phototropismus zu sein. Anläßlich meiner Untersuchungen über den Einfluß des Sauerstoffgehalts auf die Ruderbewegungen der Tiere zeigte es sich, daß die Krebse, wenn sie in sauerstoffarmes Wasser gebracht werden, in der Tat sofort positiv phototaktisch reagieren. Die Einwirkung der Kohlensäure habe ich in einigen Versuchen festgestellt.

Versuch 8. Am 23. XI. 16 brachte ich ein rechtwinkliges Aquarium mit etwa 25 Tieren in den Dunkelraum und beleuchtete es von der Seite aus einer Entfernung von 1 m mit einer Lampe à 25 MK. Es erfolgte zunächst keine Reaktion. Nun leitete ich in das Wasser des Versuchsgefäßes einen Strom wohl gewaschenen Kohlendioxyds. Sofort trat positive Phototaxis bei sämtlichen Exemplaren ein. Sie verschwand auch nicht, als nach einer Viertelstunde der Gasstrom unterbrochen wurde. Die Tiere blieben im Gegenteil dicht an der Vorderwand des Gefäßes. Nach 10 Minuten schloß ich das Gefäß an die Luftleitung im Aquarienraum der Zool. Anstalt an. Nach 3stündiger Durchlüftung brachte ich die Tiere wieder in den Dunkelraum zurück und beleuchtete sie einseitig wie zuvor. Infolge des raschen Intensitätswechsels reagierten sie nun für kurze Zeit positiv. Nach 7 Min. war die gleichmäßige Verteilung wieder hergestellt.

Denselben Versuch wiederholte ich noch mehrmals mit dem gleichen Erfolg.

Versuch 9. In ganz gleicher Weise wie durch die Kohlensäure konnte ich stets durch schwaches Ansäuern des Wassers mit Salzsäure oder Alkalischmachen mit Ammoniak positiven Phototropismus hervorrufen. Durch Ver-

setzen der Tiere in reines Wasser wurde die Reaktion, sofern nicht schon eine dauernde Schädigung eingetreten war, wieder aufgehoben.

Loeb hat uns (81, 82) von einigen Experimenten berichtet, in denen phototropische Tiere ihren Phototropismus auf Zusatz von Säure oder Lauge änderten.

Versuch 10. 12 positiv phototropische Tiere suchte ich durch Ansäuern des Wassers mit Salzsäure und in einem Parallelversuch durch Alkalischmachen mit Ammoniak zu einer Änderung ihres Phototropismus zu bewegen. Beides ohne Erfolg.

Zur Entscheidung der Frage, welche Organe die Vermittler des Lichtreizes seien, stellte ich eine Reihe weiterer Versuche an.

Versuch 11. 7 Tiere, die durch Ausbrennen ihrer Medianaugen beraubt waren, wiesen nach dem Ansäuern des Wassers denselben Phototropismus auf wie die normalen Tiere.

Versuch 12. 4 Tiere beraubte ich (mittelst einer später zu beschreibenden Methode) ihrer beiden Seitenaugen. In schwach angesäuertes Wasser gebracht, zeigten sie wie die normalen Tiere positive Reaktion. Nur geschah die Orientierung viel langsamer als bei den nicht operierten Tieren. Es dauerte geraume Zeit, bis die Tiere sich am erleuchteten Ende des Gefäßes einfanden. Tiere, die ihrer 3 Augen beraubt waren und dabei am Leben blieben, habe ich im Verlauf meiner Untersuchungen nur einmal zur Verfügung gehabt. Sie reagierten im Gegensatz zu den andern operierten Tieren, die sich nach der Operation jeweils an der Lichtseite der Gefäße aufhielten, nicht auf Beleuchtung.

Es hat somit das Fehlen aller 3 Augen das Ausbleiben der phototropischen Reaktionen zur Folge.

Die Wirkung einseitiger Augenamputation studierte ich an Hand folgenden Versuchs.

Versuch 13. 2 Männchen und 1 Weibchen, die je eines seitlichen Auges beraubt waren, beleuchtete ich von oben mit einer Lampe à 25 MK aus einer Entfernung von 30 cm. Dabei erfolgte Drehung in der Weise, daß die Tiere sich, die verletzte Seite nach innen gewendet, im Kreise bewegten. Durch Ansäuern mit Salzsäure wurde der Drehungssinn nicht geändert, durch Zusatz von Ammoniak nur bei einem Männchen, jedoch auch da nur für einige Sekunden. Vor und nach dieser kurzen Zeit schwamm das Tier im Bogen, die verletzte Seite, wie seine Genossen, nach innen gewendet.

Die kreisende Bewegung kam dadurch zustande, daß die Furca nach der verletzten Seite abgebogen wurde, was nach Loeb und seinen Schülern einem negativen Phototropismus entsprechen würde, der kaum in Frage kommt. Die Abbiegung der Furca nach der Außenseite scheint mir, in diesem Fall

mindestens, eine Folge des Wundreizes, nicht der einseitigen Lichtwirkung gewesen zu sein.

Nach dem Gesagten haben wir also bei T. zwei Arten phototropischer Reaktion zu unterscheiden, erstens die Orientierung mit der Ventralseite gegen das Licht und zweitens die auf die Lichtquelle gerichtete Bewegung, wovon die erste als Vorläuferin der zweiten aufzutreten pflegt.

Die Orientierung gegen das Licht besteht in dem Aufsuchen derjenigen Lage, bei der beide Seitenaugen mit ihrem distalen Ende der Lichtquelle zugekehrt sind. Bei Beleuchtung von oben wird einfach Rückenlage angenommen, bei Beleuchtung von unten, sofern die Orientierung überhaupt eintritt, die Ventralseite abwärts gekehrt. Bei Beleuchtung von der Seite sind zwei Orientierungsmöglichkeiten gegeben. Entweder wird die Längsachse des Körpers vertikal gestellt oder doch so stark zur Horizontalen geneigt, daß die beweglichen Augen der Lichtquelle zugewendet werden können, oder der Körper wird um die horizontal liegende Längsachse gedreht, indem die Furca als Steuer dient und schraubig abgedreht wird. Die Drehung des Körpers um die Längsachse erfolgt aber im freien Wasser nur soweit, bis die Augen, dank ihrer selbständigen Beweglichkeit, die erwähnte Stellung zum Licht einnehmen können; nie dreht sich der Körper bis in die zur Lichtquelle symmetrische Lage. In einigen Fällen habe ich den Winkel, den die Querachse mit der Horizontalen bildet, zu messen versucht und folgende Werte gefunden: 46, 43, 44, 45°. Das Auge der dem Lichte zugewendeten Seite führte dann jedesmal eine Bewegung nach der Dorsalseite, das andere eine solche nach der Ventralseite aus, so daß die Augenachsen dem Lichte zugewendet waren, die Augen aber schräg übereinander standen, das Auge der dem Lichte abgewendeten Seite mehr von der Lichtquelle entfernt, und die Verbindungslinie zwischen beiden Augen mit der Horizontalen Winkel von 62, 64, 61, 60, 62° bildete.

Die auf die Lichtquelle zugerichtete Bewegung der Tiere geschah fast immer in einer geraden Linie, so daß die Längsachse auf das Licht gerichtet war. Manchmal, namentlich dann, wenn nur eine geringfügige Störung, z. B. An- u. Abdrehen des Lichts,

den Anstoß zur Phototaxis gab, verging geraume Zeit, bis die Tiere sich am vorderen Ende einfanden, und dann geschah die Bewegung zum Licht nicht in gerader Richtung, sondern im Zickzack in der Normallage, oder ohne Annahme der Normallage auf beliebig krummer Bahn. Häufig ging dabei die Orientierung zum Licht nur soweit, daß die Tiere sich im vorderen Fünftel des Gefäßes ansammelten, als ob sie in einem 5mal kleineren Gefäß eingeschlossen wären.

Die Ergebnisse meiner Beobachtungen und Experimente über den Phototropismus möchte ich in folgenden Sätzen zusammenfassen:

1. Die frisch ausgeschlüpften Nauplien von T. sind unter allen Umständen positiv phototropisch. Dieser Phototropismus verliert sich allmählich bis zum 5. Tag.

2. Die älteren Exemplare (vom 6. Tag an) zeigen unter normalen Verhältnissen keine phototropische Reaktion. Solche kann bei ihnen aber hervorgerufen werden durch eine Menge ungünstiger Umstände, die sich in folgende Gruppen einteilen lassen:

a) Mechanische Reizung (Stoß, Umrühren des Wassers). Dabei tritt der Phototropismus nur für kurze Zeit, oft in wenig bestimmter Form auf und verschwindet nach dem Aufhören des Reizes bald wieder.

b) Lichtreiz, z. B. schroffer Wechsel der Intensität oder der Richtung des Lichtes. Auch hier ist die phototropische Orientierung nur vorübergehend. Meist nehmen die Tiere zuerst die Normallage ein, indem sie dem Licht die Ventralseite zukehren. Nach dem Aufhören des Reizes verschwindet die Orientierung bald.

c) Wärmereiz. Bei Erhöhung der Temperatur über 16° zeigt T. positiven Phototropismus. Wenn die Erhöhung der Temperatur zu einer Schädigung der Tiere führt, bleibt die Reaktion bestehen.

d) Einwirkung chemischer Agentien, Sauerstoffmangel, Fäulnis, überhaupt Veränderungen in der chemischen Zusammensetzung des Wohnmediums. Dabei verschwindet der Phototropismus

wieder, wenn die Tiere nicht schon eine irreparable Schädigung erlitten haben.

Der positive Phototropismus von T. stellt also eine spezifische Reaktion dar, die bei allen möglichen äußeren Einwirkungen in Erscheinung tritt.

Es ist klar, daß bei der theoretischen Betrachtung der tropistischen Äußerungen von T. der scheinbare Geotropismus der Larven wegfallen muß, verstehen wir doch unter Tropismus die Erscheinung, daß ein Organismus zu einer Energiequelle eine bestimmte Orientierung einnimmt, eine bestimmte Achsenstellung. Dabei muß diese Stellung nicht notwendigerweise mit einer Fortbewegung verbunden sein.

Bei den thermotropischen Untersuchungen fällt sofort der Umstand auf, daß T. nicht in allen Temperaturgebieten eine thermotropische Orientierung zeigt, daß, ähnlich wie bei andern Tieren und Pflanzen, eine bestimmte Temperaturregion (9—16°) die Stelle ist, auf die die Tiere immer zustreben. Weiter fällt auf, daß gerade dieses Gebiet dasjenige ist, in dem T. am besten gedeiht, in dem wir also das Temperaturoptimum erblicken müssen. Es ist somit nicht das Temperaturgefälle allein, das T. zu der thermotropischen Reaktion zwingt; auch die absolute Höhe der Temperatur spielt eine wichtige Rolle, durch sie wird der Sinn der Fortbewegung bestimmt. Ja, durch die Einwirkung extraoptimaler Temperatur wird erst der Thermotropismus ausgelöst. Die thermotropischen Erscheinungen machen infolgedessen den Eindruck von Fluchtbewegungen, ähnlich wie dies Franz (39—44) für den Phototropismus dargelegt hat.

Wie stimmt nun die thermotropische Orientierung von T. mit den theoretischen Anschauungen überein, die heute zur Erklärung der Tropismen herangezogen werden?

Radl rechnet in seiner Abhandlung über den Phototropismus der Tiere (105) die Einstellung in einem Temperaturgefälle nicht unter die eigentlichen Tropismen. Mit Recht betont er die Unsicherheit in der Unterscheidung dessen, was Tropismus ist und was nicht in dieses Gebiet gehört. Anderseits ist auch die Klassifikation der Tropismen in Tropismen sensu strictiori und Taxien nur eine ganz äußerliche Einteilung. Ich habe die beiden Ausdrücke Tropismus und Taxis in ganz gleichem Sinne gebraucht.

Solange wir den Mechanismus der Erscheinungen noch so wenig kennen, hat eine oberflächliche Einteilung keinen Wert. Sie kann nur Grenzen aufrichten, die später doch durch andere ersetzt werden müssen. Sie wird Tatsachen auseinanderreißen, die vielleicht näher zusammen gehören als das, was sie unter demselben Begriff vereinigt.

Fragen wir uns, ob die Loebsche Theorie imstande ist, die thermotropischen Erscheinungen bei T. zu erklären, so scheint bei oberflächlicher Betrachtung kein Hindernis für die Bejahung dieser Frage vorzuliegen. Die ungleiche Einwirkung der Temperaturen über 16 und unter 9° auf die beiden Körperhälften könnte sehr wohl die Orientierung der Tiere bewirken, wenn nicht eine Tatsache der Erklärung durch die Loebsche Theorie spottete, nämlich der Umstand, daß die Tiere in keinem der von mir beobachteten Fälle beim Vorstoß in die extraoptimalen Gebiete sich nach links oder rechts umwandten, sondern daß die Umkehr immer durch Überschlagen des Körpers nach der Dorsalseite (oberhalb 16 und unterhalb 9°) und nach der Ventralseite (unterhalb 9°) geschah. Diese Tatsache kann durch die Loebsche Theorie nicht gedeutet werden. Sie wird höchstens erklärt durch die Annahme einer »Unterschiedsempfindlichkeit« (nicht in dem Sinne, in dem Loeb diesen Ausdruck gebraucht), die darin bestünde, daß die Tiere mit ihren Sinnesorganen, vornehmlich mit den weit vorgestreckten ersten Antennen, die ungünstige Temperaturerhöhung verspüren und dadurch, sei es auf rein mechanischem oder reflektorischem Wege, sei es durch eine bewußte Bewegung, zur Umkehr gezwungen würden. Mir hat die Umkehr und die eilige Bewegung aus dem schädlichen Temperaturbereich immer den Eindruck eines Fluchtreflexes gemacht. Die Flucht geschah so schnell und energisch, daß die Tiere manchmal über die Grenzen des optimalen Gebietes hinüberstürmten und aus der zu warmen Zone in die zu kalte gerieten. Es fiel mir auf, daß bei der Umkehr im ungünstigen Temperaturgebiet eine ähnliche Reaktion auftritt wie dann, wenn die Tiere irgendwie sonst auf künstlichem Wege gereizt werden. Beim Konservieren, beim Versetzen des Wassers mit Säure, beim plötzlichen Beleuchten der vorher verdunkelten

Tiere, oder wenn sie von Feinden ergriffen werden, tritt immer mit der größten Konstanz eine reflexmäßige Abwehrbewegung ein, die in einem äußerst lebhaften Kreisen des Körpers in der Sagittalebene besteht. Hierbei ist die Dorsalseite meist nach innen gerichtet. Manchmal erfolgt die Drehung aber auch in umgekehrtem Sinn, oder es stellen sich schlangenförmige Bewegungen ein, worauf dann die Flucht erfolgt. Stoßen nun die Tiere im Thermoversuch in ungünstige Temperaturgebiete, so erfolgt regelmäßig die Abwehrbewegung und Drehung und damit die Orientierung gegen das optimale Gebiet. Es erscheint mir als sehr wohl möglich, daß die Tiere den Temperaturunterschied zwischen ihrem vorderen und hinteren Pol empfinden und daß dann dieser Unterschied für die Orientierung den Ausschlag gibt. Dann wäre der beschriebene Thermotropismus analog dem Chemotropismus. Dort wären diejenigen Regionen das Ruhegebiet für die Organismen, an denen die optimale Konzentration eines gelösten Stoffes besteht, oder wo eine optimale chemische Einwirkung auf den Organismus ausgeübt wird, hier wären es die Temperaturgebiete, bei denen die chemischen Reaktionen im Innern des Organismus einen optimalen Verlauf zeigen, wie in einem späteren Kapitel dargetan werden soll.

Nun zur theoretischen Würdigung der phototropischen Erscheinungen:

Radl hat schon darauf hingewiesen, daß wir bei der Betrachtung des Phototropismus unterscheiden müssen zwischen der »Orientierung« der Organismen durch das Licht und der »Bewegung auf die Lichtquelle zu«, die nach seiner Meinung eine Resultante ist der Orientierung und der vom Lichte unabhängigen Fortbewegung. In meinen Versuchen kommt der Unterschied zwischen der Orientierung und der Bewegung zum Licht deutlich zum Ausdruck. aber ebenso deutlich tritt die Unabhängigkeit der Bewegung zum Licht von der Orientierung zum Lichteinfall zutage. Die Tiere müssen ja tatsächlich, um auf das Licht zuzuschwimmen, die Normallage aufgeben. Bei seitlicher Beleuchtung schwimmen die Tiere in der Mehrzahl in gerader Richtung auf das Licht zu. Bei Beleuchtung von oben oder von unten wird wohl die Bauchseite dem

Licht zugekehrt, die Ansammlung an der Lichtseite geschieht aber durch eine Fortbewegung, bei der die Längsachse des Körpers gegen die Lichtquelle gerichtet ist. Weder die Loebsche noch die Radlsche Theorie kann diese Tatsache erklären.

Nach Radl befindet sich der Körper der phototropisch reagierenden Tiere, wenn er die Normalstellung angenommen hat, im Gleichgewicht zwischen der Einwirkung der Schwerkraft und dem richtenden Einfluß des Lichts. Dabei faßt Radl dieses Gleichgewicht offenbar als ein sehr stabiles auf. Davon kann aber bei der Reaktion von T. auf Beleuchtung (z. B. von unten) keine Rede sein. Keine Stellung ist so wenig stabil als gerade die Stellung mit dem Bauch nach unten. Und wenn die Normallage ein Gleichgewicht darstellt, wie ist es dann zu erklären, daß die Tiere nach der Ansammlung an der Lichtseite sich oft in ständigem Wechsel zwischen dieser Normallage und allen möglichen andern Lagen befanden, daß sie bald die Ventralseite dem Lichte zukehrten, bald die Lateralseite? Die Radlsche Theorie kann wohl zur Erklärung der Normallage, nicht aber zur Erklärung der Ansammlung an der Lichtseite dienen.

Und die Theorie von Loeb? Nach Loeb wird das Tier dadurch gezwungen, sich in der Richtung der Lichtstrahlen zu bewegen, daß bei unsymmetrischer Stellung zum Licht die Bewegungsorgane der beiden Seiten ungleich arbeiten. Nimmt das Tier aber zum Licht eine symmetrische Stellung ein, d. h. fällt die Richtung der Lichtstrahlen mit der Sagittalebene des Tieres zusammen, so sind beide Seiten (beide Augen) des Tieres gleich beleuchtet, und die Bewegung der beiden Körperhälften ist gleichmäßig. Sind nun, wie aus meinen Versuchen hervorgeht, die Augen die Perzeptionsorgane für den richtenden Einfluß des Lichtes, so sehe ich nicht ein, warum die Tiere sich überhaupt dann mit ihrer Längsachse in die Richtung der Lichtstrahlen stellen sollen, wenn bei der Normallage das Licht symmetrisch auf beide Körperhälften und auf die 3 Augen fällt. Einen ähnlichen Einwand hat schon Buddenbrock in seiner Widerlegung der Loebschen Theorie (27) angeführt. Wie ist es ferner mit der Loebschen Theorie vereinbar, daß sich in meinen Versuchen gewisse Tiere ständig

in der Richtung der Lichtstrahlen von der Lichtquelle entfernten und ihr wieder näherten. Es ist doch nicht etwa anzunehmen, daß sich jedesmal bei der Umkehr der Sinn des Phototropismus geändert habe, namentlich dann nicht, wenn die Lichtstärke auf der ganzen von den Tieren durchschwommenen Strecke nur um Zehntels-MK schwankte. Nach Loeb sollen bei symmetrischer Beleuchtung beide Körperhälften gleichmäßig, d. h. in gleichem Grade, an der Bewegung beteiligt sein. Meine Tiere aber konnten bei horizontaler Stellung der Längsachse ihres Körpers nur dann die Normallage, also eine zum Lichteinfall symmetrische Lage beibehalten, wenn sie durch unsymmetrische Arbeit den Körper in einer um die Längsachse gedrehten Position hielten, die aus mechanischen Gründen nur mit großer einseitiger Anstrengung kann beibehalten werden. Und endlich, wenn das Licht wirklich auf die Organismen einen richtenden Zwang ausübt, wie ist es dann möglich, daß sich die Tiere an der Lichtseite des Gefäßes in jeder beliebigen Richtung bewegten, sich von der Lichtquelle entfernten und ihr wieder näherten, ihr bald den Rücken, bald die Seite, bald die Ventralfläche zukehrten. Und wie ist es möglich, daß trotz des auf sie ausgeübten Zwanges die Tiere unter normalen Umständen überhaupt nicht auf das Licht reagierten? Ist etwa anzunehmen, daß durch mechanische Beeinflussung der Tiere plötzlich die von Loeb geforderte lichtempfindliche Substanz im Körper der Tiere gebildet wurde, oder wenn diese Substanz schon vorhanden war, daß plötzlich eine bis dahin unvollständige Verbindung zwischen ihr und den Bewegungsorganen hergestellt wurde? Alle diese Überlegungen zeigen, daß weder die Loebsche noch die Radlsche Theorie ausreicht, um den Phototropismus von T. zu erklären.

Ich bin nun allerdings nicht imstande, an die Stelle der alten physiologischen Theorien eine neue zu setzen. Vielleicht wird man mir vorwerfen, ich habe nur abgerissen, wo es galt auch Neues zu bauen.

Wenn ich die Literatur über die Phototaxis im Tierreich durchsehe[1]), so kann ich mich des Eindrucks nicht erwehren, daß wir

1) In meinem Literaturverzeichnis sind eine ganze Anzahl Publikationen

es neben der von Radl beschriebenen Normallage mit einem Fluchtreflex zu tun haben, und ich stimme Franz bei, wenn er (41) sagt: »Die Phototaxis der Freibeweglichen entspricht in den meisten Fällen dem durch Anpassung erworbenen Fluchtreflex des Freilebens oder dem Aufsuchen geeigneter Lebensbedingungen und ist in der Form, in welcher sie im Laboratorium zur Beobachtung gelangt, ein Kunstprodukt.« Die phototaktischen Reaktionen, die Abonyi und Mc Ginnis bei Branchipus beschrieben haben, sind gewiß nicht unter normalen Umständen zustande gekommen. Und den Phototropismus der Nauplien, den ich mit Franz (43) als Schwärmbewegung bezeichne, führe ich auf die ungünstigen Verhältnisse zurück, in denen sich die Tiere vor dem Freiwerden aus ihrer Umhüllung befinden und auf die ungünstigen Verhältnisse am Grunde der Gewässer, wo die Tiere umkommen müßten, wenn nicht der Phototropismus ihre schwachen Bewegungen nach dem freien Wasser dirigierte. Der Phototropismus der älteren Tiere wird diese vor den Angriffen der Insektenlarven, vor der Gefahr im fauligen Wasser der untersten Schichten zu ersticken, vor allzu großer Erwärmung am seichten Ufer sichern, indem er sie hinaus führt ins freie Wasser. Der Thermotropismus reiht sich hier an als Fluchtbewegung der Tiere nach den Regionen der optimalen Temperatur.

Diese biologische Betrachtungsweise scheint mir der Schlüssel zu sein zum Verständnis der Tropismen. Die physikalisch-chemische Erklärung fehlt noch; und wenn wir sie kennten, so würde doch auch hier zutreffen, was Baur (6) sagt: »Gewiß sind die physiologischen Erscheinungen physikalisch-chemischer Natur, aber damit ist die Anpassung an die äußern Umstände und vieles andere nicht erklärt.«

Ob die Normallage in der freien Natur auch in Erscheinung tritt, kann ich nicht entscheiden. Sicher sind die Lichtverhältnisse im Wasser der Tümpel nicht so einfach wie im Laboratoriumsversuch. Von einseitiger Beleuchtung zu sprechen scheint mir auch bei Berücksichtigung des Grenzwinkels der Totalreflexion zu gewagt. Sieht man doch, wenn man sich unter Wasser befindet, das Licht nicht nur von oben, sondern auch von den Seiten einfallen. Und sogar noch von unten kommt in geringen Tiefen, um solche handelt es sich

---

über dies Gebiet angeführt, ich nenne hier nur die Namen von Bohn, Buddenbrock, Ditlevsen, Franz, Groom, Heß, Loeb, Mc Ginnis, Pearse, Pictet, Radl, Rose und Yerkes.

hier ja nur, deutlich das von den vielen im Wasser schwebenden Partikelchen und vom Boden reflektierte Licht.

5. Die Abhängigkeit der Ruderbewegungen von äußeren Faktoren.

Erster Abschnitt: Der Einfluß des Lichts.

Die im Kapitel »Züchtung« S. 10 bereits angedeutete Beobachtung, daß der Stoffwechsel durch Verstärkung der Beleuchtung in hohem Grad angeregt wird, veranlaßte mich, den Einfluß des Lichtes auf die Bewegung näher zu untersuchen. Die Ruderbewegungen von T., bei gleicher Temperatur und gleicher Beleuchtung beobachtet, erscheinen als außerordentlich konstante, genau rhythmische Bewegungen der Blattfüße des Krebses. Die Anzahl der in der Minute ausgeführten Schläge (im folgenden durch S/M bezeichnet) nimmt mit zunehmendem Alter bedeutend ab. In einzelnen Fällen betrug die Abnahme 60% und mehr. Die folgende Tabelle gibt eine kleine Übersicht über den Verlauf der Frequenz (S/M) während einigen Wochen. Das Alter der Tiere ist in Tagen angegeben.

Tabelle 1.

1. Tier, Männchen:

Alter:	6	11	15
S/M	280	214	184

2. Tier, Männchen:

Alter:	11	15	18	22	38	42	45
S/M	440	400	326	188	206	156	147

3. Tier, Weibchen:

Alter:	11	15	18	22
S/M	300	404	212	160

4. Tier, Weibchen:

Alter:	5	9	13	19
S/M	474	240	212	149

5. Tier, Weibchen:

Alter:	5	9	13	19
S/M	515	385	198	145

6. Tier, Weibchen:

Alter:	11	15	18	22
S/M	250	262	248	164

Je älter also ein Tier ist, um so weniger schnell schlagen seine Schwimmfüße. Die Abnahme der Frequenz findet hauptsächlich während der ersten 3 Wochen statt, etwa bis zum 20. Tag. Die größte Frequenz, die ich gemessen, betrug 515, die kleinste 137 Schläge pro Minute. Alle angegebenen Werte sind gemessen bei einer Temperatur von etwa 11° und bei einer Beleuchtung, die so stark war, daß eine weitere Steigerung keine Beschleunigung mehr hervorgebracht hätte.

Mc Ginnis hat im Jahre 1911 (86) darauf hingewiesen, daß Steigerung der Beleuchtungsstärke einer Vermehrung der in gleicher Zeit ausgeführten Ruderschläge von Branchipus serratus hervorruft. Die Verfasserin führt in ihrer Arbeit 2 Serien von Experimenten an, aus denen aber nicht deutlich hervorgeht, was für Lichtstärken benutzt wurden. Exakte Versuche wurden offenbar nicht gemacht; wohl aber hat die Autorin bemerkt, daß Vermehrung der Lichtstärke über eine gewisse Grenze hinaus keine Beschleunigung der Bewegung mehr hervorzubringen vermag.

Ähnliche Versuche teilt Wolterek (117) mit. Er experimentierte mit Hyalodaphnia und fand bei tiefer Dämmerung die Frequenz 49, beim reflektierten Licht einer Glühlampe 72, bei konzentriertem Oberlicht je nach der Entfernung die Frequenzen 88, 120 und 138.

Um in meinen Versuchen vergleichbare Werte zu erhalten, experimentierte ich mit ein und derselben Glühlampe à 25 MK, indem ich dieselbe in verschiedene Entfernung von den Tieren brachte und nach dem Gesetz, daß die Beleuchtungsstärke umgekehrt proportional ist dem Quadrat der Entfernung, die Lichtstärke berechnete, die jeweils im Versuchsglas herrschte. Die Tiere wurden zur Untersuchung einzeln in ein weites Reagensglas gebracht, und dieses innen an der Vorderseite eines mit Wasser gefüllten Aquariums angehängt. Um Störungen infolge Luftmangel zu vermeiden, pumpte ich von Zeit zu Zeit durch ein sehr fein ausgezogenes Glasrohr Luft in das Versuchsgefäß. Die Seite des Aquariums, die das Reagensglas trug, war gegen das Licht gekehrt, die andern Seiten waren mit schwarzem Papier verhüllt, die hintere nur zum Teil, so daß ein Loch frei blieb, durch das ich die Tiere beobachten konnte. Die Temperatur wurde in dem Aquarium mittelst eines in Zehntelgrade geteilten Thermometers gemessen. Die Bewegungen der Ruderfüße wurden von bloßem Auge gezählt und die erhaltenen Werte auf eine Minute umgerechnet.

Mc Ginnis hat die von ihr beobachtete Erscheinung »cinetic effect« des Lichtes genannt. Ich möchte in Anlehnung an die ame-

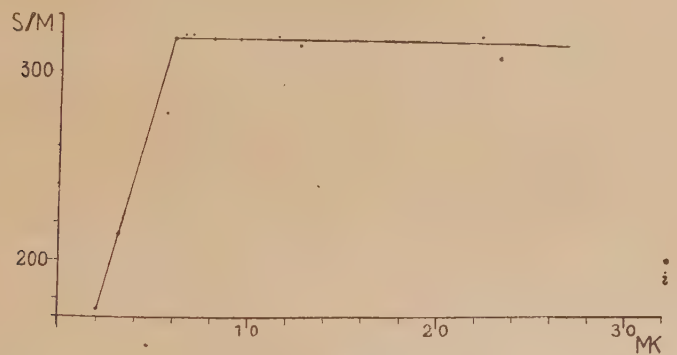
rikanische Autorin den Namen »Photokinetischer Effekt« vorschlagen.

Dieser photokinetische Effekt besteht nun darin, daß steigende Beleuchtungsintensität eine steigende Beschleunigung der Ruderbewegungen zur Folge hat, daß die Geschwindigkeit der Ruderbewegung in gleichem Sinne wie die Beleuchtungsintensität zunimmt, bis ein bestimmter Wert erreicht ist, wo bei einer gegebenen Temperatur eine Steigerung der Beleuchtungsintensität keine Beschleunigung der Ruderbewegungen mehr hervorzubringen vermag. Zum besseren Verständnis sei hier eine Tabelle und die zugehörige Kurve beigefügt. (Siehe Kurve 1.)

Tabelle 2.

Weibchen, Temperatur schwankend zwischen 17,7 und 17,8°.

Intensität:	2,0	3,1	5,6	**6,0**	6,4	8,0	11,4	22,2
S/M	174	214	278	318	320	317	320	320



Kurve 1.

Hier ist die Intensität 6,0 diejenige, bei der die Beschleunigung der Ruderbewegung gerade maximal geworden ist. Weitere Steigerung der Intensität kann keine Beschleunigung mehr hervorrufen, wie Versuche mit Licht bis zu 10000 MK und Sonnenlicht bewiesen. Ich möchte für die betreffende Intensität den Namen »Kritische Intensität« vorschlagen, und bemerke hier schon, daß dieselbe nicht einen konstanten Wert besitzt, sondern von der Temperatur und dem Alter des untersuchten Tieres abhängt.

Zur Aufklärung des Abhängigkeitsverhältnisses zwischen Licht und Ruderbewegung habe ich im ganzen über 70 Kurven aufgenommen. Zunächst suchte ich die Frage zu lösen, ob, wie ich vermutete, die Augen die Perzeptoren des Lichtreizes seien, und ob die Seitenaugen oder das Medianauge oder beide bei der Aufnahme des Reizes beteiligt seien.

Zu diesem Zweck entfernte ich bei einigen Tieren alle Augen oder bloß die Seitenaugen oder das Medianauge. Die Tiere wurden mit Cocain betäubt, die Medianaugen ausgebrannt, die Seitenaugen mit einer sehr feinen Pinzette am Stiel gefaßt und der über die Schenkel der Pinzette hervorragende Teil mittelst einer spatelförmigen, am vorderen Ende scharf geschliffenen Nadel abgeschnitten. Nur ein sehr kleiner Teil der Tiere blieb bei dieser Prozedur am Leben. Immerhin konnten etwa 5% der operierten Individuen während etwa einer Woche zu Versuchen benützt werden.

Das Resultat der Versuche geht aus folgenden Tabellen hervor:

Tabelle 3. (S. Kurve 2.) Dasselbe Tier wie in Tabelle 2. Am Tage vor dem Versuch wurden beide Seitenaugen in Cocainnarkose entfernt. Die Temperatur schwankte während des Versuches zwischen 16,8 und 16,9°. Das Tier war 4 Tage älter als bei der Aufnahme von Tabelle 2.

Intensität:	2,0	3,1	5,6	6,4	8,0	12,5	50,0
S/M:	174	200	224	224	225	224	226

Tabelle 4. (S. Kurve 3.) Temp. 14,8—15,4°. Dasselbe Tier ein Tag später. Alle drei Augen entfernt.

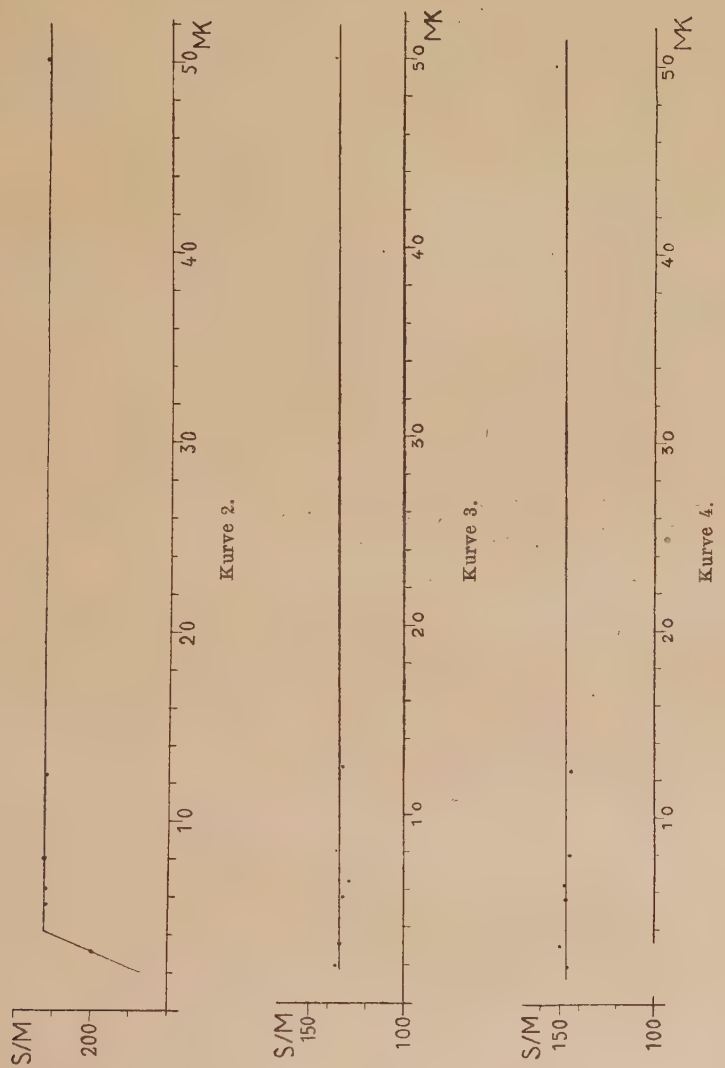
Intensität:	2,0	3,1	5,6	6,4	8,0	12,5	50,0
S/M:	136	134	132	129	136	132	137

Tabelle 5. (S. Kurve 4.) Weibchen, Medianauge 8 Std. vor dem Versuch entfernt, Temperatur schwankend zwischen 17,8—17,9° C.

Intensität:	2,0	3,1	5,6	6,4	8,0	12,5	50,0
S/M:	146	150	147	148	145	144	153

Aus den angeführten Tabellen und einer Reihe weiterer Versuche ist ersichtlich, daß als Perzeptor des beschleunigend wirkenden Lichtreizes nur das Medianauge in Betracht kommen kann. Wenn in den Versuchen, wo alle 3 Augen oder das Medianauge entfernt waren, die Werte für die Frequenz auch nicht genau auf einer Geraden liegen, so kann doch keine Rede mehr von einem beschleunigenden Einfluß des Lichtes sein. Die Narkose hatte, wie ich durch Versuche feststellen konnte, nur während ganz kurzer

Zeit eine Nachwirkung auf die Ruderbewegung. Bei Vornahme der Versuche wartete ich jedesmal, bis die Nachwirkung verschwunden war.



Die beschriebene Beschleunigung durch den Lichtreiz tritt momentan ein, sobald das stärkere Licht den Organismus trifft. Wird die Lichtstärke momentan vermindert, so folgt ihr die Ge-

schwindigkeit der Bewegung ebenso plötzlich nach. Eine Nachwirkung der Beleuchtung oder der Verdunkelung analog den Platenschen Resultaten (102) konnte ich nie konstatieren.

Ich habe schon oben angedeutet, daß die kritische Intensität nur bei konstanter Temperatur einen festen Wert hat, daß ihr Wert bei steigender Temperatur immer größer wird, bei fallender Temperatur dagegen abnimmt. Einige Tabellen sollen diese Verhältnisse klarlegen.

Die zu den Versuchen verwendeten Tiere entstammten direkt dem Eichener See und waren alle gleich alt. Die angeführten Tabellen enthalten nur Werte, die an Männchen gefunden wurden. Tabellen für weibliche Exemplare führe ich nicht an. Sie stimmen im wesentlichen mit den folgenden überein.

Tabelle 6. Temperatur 0°.

Intensität:	1	3	6	10	15
S/M:	82	82	81	81	80

Tabelle 7. Temperatur 4,5—4,9°.

Intensität:	0	3	5	10	15
S/M:	82	83	82	82	83

Tabelle 8. Temperatur 8,0—8,4°.

Intensität:	0	1	2	3	5	10
S/M:	89	**97**	100	100	99	99

Tabelle 9. Temperatur 11,3—11,9°.

Intensität:	0	1	2	3	5	10	15
S/M:	156	167	**170**	170	169	170	170

Tabelle 10. Temperatur 15,4—15,5°.

Intensität:	0	1	2	3	5	10	15
S/M:	138	167	173	**181**	180	180	181

Tabelle 11. Temperatur 17,7—17,8°.

Intensität:	2	3,1	5,6	6,4	8,0	11,4	22,2
S/M:	222	240	264	**320**	318	320	320

Es fällt dem Leser vielleicht auf, daß in den angeführten Tabellen die Intensität 0 vorkommt. Bei vollständiger Dunkelheit ist es selbstverständlich ausgeschlossen, die Bewegungen der Ruderfüße zu zählen. Nun haben aber allgemein die roten Strahlen auf chemische Prozesse fast keinen Einfluß. Ich untersuchte die Wirkung des Lichts einer photographischen Lampe auf die Ruderbewegungen von T., in der Hoffnung, eine Intensität zu finden, die sicher noch keine beschleunigende Wirkung habe und doch eine Kontrolle

der Ruderbewegungen zulasse. In der Tat trat die beschleunigende Wirkung des roten Lichtes erst auf, wenn ich die Lampe näher als 60 cm an das Versuchsgefäß heranbrachte. Zur Untersuchung der Tiere bei der Intensität 0 verwendete ich in der Folge eben diese Lampe in einer Entfernung von 160 cm von dem Versuchsgefäß.

Die oben angeführten Tabellen verdeutlichen aufs schönste die Wirkung der steigenden Temperatur auf die Höhe der kritischen Intensität. Bei 5° ist die k. I. gleich Null, d. h. die Anzahl der Ruderbewegungen ist in der Dunkelheit gleich wie bei Beleuchtung. Die Beleuchtung bringt keine Beschleunigung hervor. Je höher aber die Temperatur, um so größer ist die durch das Licht hervorgebrachte Beschleunigung, um so größer muß aber auch die Intensität sein, damit die Beschleunigung ihren vollen Wert erreicht. Mit der möglichen Beschleunigung wächst auch die kritische Intensität. Bei 8 ° beträgt die k. I. 1, bei 11,5° 2, bei 15,5° 3 MK usw.

Die Wirkung des Lichts beginnt bei einer Temperatur, die nur wenige Grade unterhalb der unteren Grenze des Temperaturoptimums sich befindet. Damit hängt es jedenfalls auch zusammen, daß die Schwimmbewegung bei niederen Temperaturen nicht mehr ausreicht, die Tiere zu tragen, gleichviel, ob sie sich im Dunkeln oder im hellen Licht befinden. Die absolute Höhe der Temperatur setzt der Wirkung des Lichts gewissermaßen eine Grenze, sie bedingt die mögliche Beschleunigung. Wir werden später auf diese Verhältnisse noch einmal zurückkommen müssen, nachdem wir auch die Wirkung des fortschreitenden Alters der Tiere auf den photokinetischen Effekt kennen gelernt haben.

Den Einfluß des Alters auf den kinetischen Effekt des Lichtes untersuchte ich folgendermaßen:

Einzelne Tiere wurden bald nach dem Ausschlüpfen isoliert, in Zeiträumen von 5—10 Tagen dem Einfluß steigender Beleuchtung ausgesetzt und die Frequenz der Ruderbewegungen bei den verschiedenen Intensitäten gemessen.

Zur Untersuchung gelangten 11 Tiere. Die erhaltenen Tabellen stimmen miteinander vollkommen überein, so daß es genügen wird, wenn ich die entsprechenden Resultate nur an Hand weniger Versuchsserien darlege. Bei ganz jungen Tieren konnte häufig die Frequenz bei der Intensität 0 nicht gemessen werden, weil die zar-

ten und kleinen Nauplien bei so schwacher Beleuchtung auch mit dunkeladaptierten Augen nicht deutlich genug zu sehen waren.

Tabelle 12. Alter 11 Tage, Temp. 10,4°.

Intensität:	0	1	2	3	4	5	15
S/M:	—	214	232	246	**248**	248	250

Tabelle 13. Dass. Tier. Alter 15 Tage. Temp. 10,2—10,5°.

Intensität:	0	1	2	3	4	8	15
S/M:	198	220	245	**266**	263	263	262

Tabelle 14. Dasselbe Tier, 18 Tage, Temp. 10,3—10,9°.

Intensität:	0	1	2	3	7	15
S/M:	220	230	**250**	250	250	248

Tabelle 15. Dasselbe Tier, 22 Tage, Temp. 10,9—11,1°.

Intensität:	0	1	2	7	15
S/M:	**164**	164	164	164	164

Tabelle 16. Männchen, 11 Tage, Temp. 12,2°.

Intensität:	0	1	2	3	4	8	15
S/M:	359	386	410	**446**	440	440	440

Tabelle 17. Dasselbe Tier, 15 Tage, Temp. 10,6—10,7°.

Intensität:	0	1	2	5	15
S/M:	?	329	**404**	400	400

Tabelle 18. Dasselbe Tier, 18 Tage, Temp. 12,4—12,6°.

Intensität:	0	1	2	7	15
S/M:	312	**326**	326	324	326

Tabelle 19. Dasselbe Tier, 22 Tage, Temp. 12,1—12,3°.

Intensität:	0	1	5	15
S/M:	**194**	192	188	188

Die Werte für die Intensitäten 0 und 1 sind in Tabelle 19 etwas zu groß, weil das Tier sich gerade häutete, wobei jedesmal eine, wenn auch sehr geringe, Beschleunigung der Ruderbewegung eintritt.

Die Zahl der Tage, nach welchen hier keine Beschleunigung der Ruderbewegung mehr zu konstatieren war, beträgt in den beiden angeführten Fällen 22, gerade so viel als die Tiere gewöhnlich brauchten, um in der Gefangenschaft (bei 12,5°) die Geschlechtsreife zu erreichen. Soviel Tiere ich auch untersuchte, immer

konnte ich sicher sein, daß mit dem Anfang der Bildung von Geschlechtsprodukten die Möglichkeit, die Ruderbewegung durch das Licht zu beschleunigen, verschwand. Vergleichen wir die Tabellen 12—19 mit den Tabellen 6—11, so finden wir zwischen den beiden Gruppen eine auffallende Übereinstimmung.

Das zunehmende Alter hat auf die Ruderbewegungen denselben Einfluß wie die abnehmende Temperatur. Durch beide wird die Frequenz herabgesetzt, beide lassen die mögliche Beschleunigung kleiner werden und parallel mit der möglichen Beschleunigung geht auch die kritische Intensität zurück. Ist die kritische Intensität einmal Null geworden, so hört aber die Verkleinerung der Frequenz durch abnehmende Temperatur und zunehmendes Alter nicht auf, sondern sie geht weiter, wie die Tabellen 1 und 6 bis 11 deutlich zeigen. Bei abnehmender Temperatur liegt die kritische Intensität einige Grade unterhalb des Optimums, bei zunehmendem Alter bei der Geschlechtsreife zu Null.

Es ist von vornherein klar, daß eine auch nur annähernde Deutung dieser Verhältnisse eine sehr gewagte Hypothese darstellen wird. Ich möchte aber doch versuchen, ein Bild der Vorgänge zu entwerfen. Vielleicht dient es als Anregung für spätere Untersuchungen, und erhalten so meine Ausführungen wenigstens den Wert einer Arbeitshypothese.

Über die Wirkung des Lichtes auf die Organismen sind schon verschiedene Abhandlungen veröffentlicht worden. So hat Hertel (54) nachgewiesen, daß durch die Bestrahlung mit Licht von 280 $\mu\mu$ Wellenlänge die Spaltung von Wasserstoffsuperoxyd durch Katalasen erheblich beschleunigt wird. Quincke wies (104) darauf hin, daß durch Belichtung die Oxydation in den tierischen Zellen erhöht wird, und daß dabei weißes, blaues und orangefarbenes Licht in der Reihenfolge, wie sie aufgeführt sind, immer schwächer wirken. Graffenberger zeigte, daß im Dunkeln der Kohlenstoffumsatz im Körper schwächer wird (45). Endlich haben Pflüger und Platen die Meinung ausgesprochen, daß die Erregung der peripherischen Nerven eine bedeutende Erhöhung des respiratorischen Stoffwechsels zur Folge habe (99 und 102). Platen hat an Hand von sinnreichen Versuchen gezeigt, daß bei Beleuchtung der Augen der respiratorische Stoffwechsel des Kaninchens eine bedeutende Erhöhung erleidet. Beschleunigung der Atembewegungen durch das Licht haben meine Versuche für Tanymastix ergeben. Nach Pflüger geht vom Auge der Versuchstiere eine Erregung auf dem Wege durch das Zentralorgan in den gesamten Körper und bewirkt dort eine Beschleunigung der Oxydationsprozesse.

Dadurch wird vermehrte Sauerstoffzufuhr hervorgerufen, und diese muß durch vermehrte Atem- (bei T. zugleich Ruder-) Bewegung bewerkstelligt werden. Damit wäre wenigstens die Beschleunigung der Ruderbewegungen auf einen plausiblen Grund zurückgeführt. Es fragt sich nun weiter, warum kommt die Erregung nur oberhalb einer gewissen Temperatur zustande, warum nur innerhalb der ersten Lebenswochen? Und warum bringen abnehmende Temperatur und zunehmendes Alter die oben beschriebenen Wandlungen hervor? Eine Trübung der durchsichtigen Medien und Auflösung des Pigments, wie sie Grube (50) am Medianauge von Limnetis beobachtet hat, konnte ich bei T. nicht konstatieren. So kann die Abnahme der möglichen Beschleunigung mit zunehmendem Alter nicht auf Veränderungen im Medianauge, wenigstens nicht auf sichtbare Veränderungen, zurückgeführt werden.

Ich möchte die beobachteten Erscheinungen durch folgende Hypothese zu deuten versuchen:

Das Licht wirkt auf das Medianauge oder überhaupt auf das lichtperzipierende Organ dadurch, daß es Veränderungen eines lichtempfindlichen Stoffes hervorruft. Die Entstehung dieses Stoffes sei durch ein chemisches Gleichgewicht beherrscht, das durch Temperaturerhöhung zugunsten der Bildung dieses Stoffes verschoben wird. Dann muß bei abnehmender Temperatur die Menge des lichtempfindlichen Stoffes kleiner werden. Die durch das Licht hervorgebrachte Veränderung des lichtempfindlichen Stoffes sei proportional der Menge eingestrahlter Energie. Oder mit andern Worten, die Menge des durch das Licht veränderten Stoffes sei proportional der Intensität des Lichts. Dann wird die absolute Menge des veränderten Stoffes (des Umwandlungsproduktes) nur von der eingestrahlten Energiemenge abhängig sein, solange als noch nicht veränderter lichtempfindlicher Stoff zur Verfügung steht. Ist aber die Intensität des Lichtes so groß, daß sämtlicher vorhandene Stoff umgewandelt werden kann, so wird die Menge des Umwandlungsproduktes nur von der Temperatur abhängen, welche die Bildung des lichtempfindlichen Stoffes beherrscht. Ist nun die Beschleunigung des Stoffwechsels proportional der Menge des Umwandlungsproduktes, so wird die Beschleunigung nur von der Menge der eingestrahlten Energie abhängen, solange der lichtempfindliche Stoff im Überschuß vorhanden ist. Ist aller verfügbare Stoff aber aufgebraucht, so kann eine weitere Steigerung der Intensität keine Beschleunigung mehr hervorbringen. Diejenige Intensität, bei der gerade aller verfügbare Stoff umgewandelt wird, ist die kritische Intensität. Die Abnahme der k. I. mit fallender Temperatur ist dann nur eine Folge der Abnahme des verfügbaren Stoffes. Die Abnahme der k. I. mit zunehmendem Alter kann dann eine Folge davon sein, daß infolge konstitutioneller Veränderungen der lichtempfindliche Stoff in immer kleinerer Menge zur Verfügung steht. Vielleicht sind die Körper, aus denen der lichtempfindliche Stoff gebildet wird, von Anfang an nur in beschränkter Menge vorhanden und werden im Laufe der ersten Wochen aufgebraucht. Die Abnahme der Ruderfrequenz ohne Rücksicht auf das Licht, die durch das ganze Leben anhält, würde dann nicht mit der Abnahme des lichtempfindlichen Stoffes zusammenhängen.

Ich habe eben die Beschleunigung der Ruderbewegung durch das Licht auf einen »lichtempfindlichen« Stoff zurückzuführen versucht. Es bleibt mir noch übrig zu bemerken, daß ich darunter nicht einen besonderen oder irgendwo lokalisierten Stoff meine. Es kann ein beliebiger Stoff sein, der an der Leitung des Lichtreizes nach dem Zentralorgan beteiligt ist, und der durch direkte oder indirekte Wirkung des Lichtes Veränderungen erfährt, z. B. in eine aktive Phase umgewandelt wird. Späteren Forschungen mag es überlassen bleiben diesen Stoff zu suchen und damit den Wert meiner Anschauung festzustellen.

Soviel geht aus meinen Beobachtungen gewiß hervor, daß wir es hier mit Erscheinungen zu tun haben, die dem Gesetz des Minimums folgen, indem Temperatur und Alter der Tiere als »limiting factors« (Blackman 9) wirken, oder die Menge des vorhandenen lichtempfindlichen Stoffes in ihrer Abhängigkeit von Alter und Temperatur derjenige Faktor ist, der der Beschleunigung durch das Licht eine Grenze setzt.

Zweiter Abschnitt: Der Einfluß des Sauerstoffgehalts.

Die Betrachtung des Einflusses der Temperatur auf die Ruderbewegungen von T. erforderte es, daß auch der Einfluß des Sauerstoffgehalts des Wassers auf die Tiere untersucht wurde. Ich bezweckte damit festzustellen, ob der durch die Erwärmung veränderte Sauerstoffgehalt so stark auf die Bewegungen der Tiere einwirke, daß eine Korrektur der Temperaturkurve nötig werde[1]). Aus eben demselben Grunde habe ich auch die Untersuchungen über den Einfluß der Viskosität des Wassers ausgeführt. Ich kann es mir ersparen, alle angestellten Versuche hier anzuführen. Zuerst verfuhr ich folgendermaßen: Bei einem Barometerstande von 735 mm und einer Temperatur von 10,5° C leitete ich durch eine Wassermenge von etwa einem Liter einen fein verteilten kräftigen Luftstrom. Durch Mischung der so erhaltenen Ausgangsflüssigkeit mit ausgekochtem Wasser, das unter Öl aufbewahrt und ebenfalls auf 10,5° abgekühlt war, erhielt ich 4 weitere Lösungen. Nach Landolt und Börnstein (76) berechnete ich den Sauerstoffgehalt der Lösungen, ausgehend von der Annahme, daß die Ausgangslösung den der Temperatur und dem Barometerstand entsprechenden Sättigungsgrad erreicht habe. Die 5 Lösungen wiesen demnach einen Sauerstoffgehalt von:

I	II	III	IV	V
7,63	5,72	3,82	1,91	0,0 ccm/l

auf. (Reduziert auf 0° 760 mm).

1) Dies schien mir um so wahrscheinlicher als die Ruderbewegung auch als Atembewegung dient. Die von Spangenberg (111) für so wichtig angesehene Darmatmung konnte ich nicht konstatieren. Nur bei verletzten Tieren tritt Wasser in den Enddarm, wenn die normale Peristaltik gestört ist. Das dürfte auch für Branchipus zutreffen.

5 Männchen und 5 Weibchen brachte ich nun nacheinander in die 5 Lösungen und bestimmte bei 10,5°, nach einem Aufenthalt der Tiere von 5 Min. in der betreffenden Lösung, die Frequenz (S/M) ihrer Ruderbewegung. Die Tiere wurden mit der Pipette von einer Lösung in die andere gebracht, wobei ich möglichst die Übertragung von Flüssigkeit aus einem Gefäß in das andere zu vermeiden suchte. Im Laufe der Versuchsserie wurden die Lösungen mehrmals erneuert. Die erhaltenen Werte sind in den folgenden Tabellen 20 und 21 enthalten.

Tabelle 20. Männchen.

Lösung	I	II	III	IV	V
1.	159	154	148	140	167
2.	146	141	141	139	154
3.	144	140	143	120?	128?
4.	180	178	172	152	166
5.	173	157	156	164	160
Mittelwerte, berechnet unter Auslassung der fraglichen Zahlen:					
	160	154	151	149	162

Tabelle 21. Weibchen.

Lösung:	I	II	III	IV	V
1.	150	144	140	150	146
2.	151	149	154	153	180
3.	185	162	194?	154	179
4.	169	163	156	150	160
5.	162	159	154	150	164
Mittel, berechnet unter Weglassung der fraglichen Werte:					
	163	155	151	151	166

Als Mittelwerte für Männchen und Weibchen erhielt ich folgende Zahlen:

I	II	III	IV	V
162	155	151	150	164

Dem in den Lösungen enthaltenen Sauerstoff entspricht der Gehalt des Sauerstoff (Luft-) gesättigten Wassers bei den Temperaturen:

10,5 22 > 60°.

Die Abnahme der Frequenz zwischen Lösung I u. II beträgt 4,3%.

Wir finden als Resultat der Versuche Abnahme der Frequenz bei Abnahme des Sauerstoffgehaltes von 7,63 auf 1,91 ccm/l, bei weiterer Abnahme der Atemluft (im sauerstoffreien Wasser) eine Steigerung der Frequenz auf einen nur wenig höheren Wert, als die ursprüngliche Frequenz bei einem Gehalt von 7,63 ccm/l betrug. Wenn wir die einzelnen in der Tabelle enthaltenen Werte miteinander vergleichen, so fällt sofort auf, daß nicht alle gut zu dem eben geschilderten Verlauf passen. Das mag von der mangelhaften Versuchsanordnung herrühren. Das Übertragen der Tiere von einem Glas in das andere kann nicht ohne Wirkung auf die Tiere bleiben. Männchen 3 wurde wahr

scheinlich beim Übertragen aus Lösung III in Lösung IV etwas verletzt. Der Wert 194 bei Weibchen 3 dürfte dagegen einer andern Ursache seine abnorme Höhe verdanken. Ich beobachtete sehr häufig, daß Weibchen, die in Fortpflanzung begriffen sind, plötzlich viel schnellere Ruderbewegungen ausführen, als zu erwarten wäre. Nach einigen Minuten nimmt die Frequenz wieder ab, bis sie ihre normale Höhe erreicht hat. Die Ursache für diese Frequenzzunahme kann ich nicht angeben. Wahrscheinlich hängt sie mit der Fortpflanzung zusammen.

In einer weiteren Versuchsserie verwendete ich 5 Lösungen, eine erste bei 10,5° mit Luft gesättigt, eine zweite bis fünfte durch Erwärmen der ersten auf 15, 21, 26 u. 31° hergestellt. Alle wurden vor dem Versuch auf 10,5° abgekühlt, und das Verhalten der Tiere darin kontrolliert, ähnlich wie dies bei den vorhergehenden Versuchen geschehen war. Hier zeigte es sich noch deutlicher als vorher, daß bei der Erwärmung des Wassers auf 31° der abnehmende Sauerstoffgehalt nur einen ganz geringen Einfluß auf die Frequenz der Ruderbewegungen hat. Ich erhielt unter andern folgende Werte:

Tabelle 22. M: Männchen, W: Weibchen.

Lösung:	I	II	III	IV	V
M.	147	140	144	145	146
M.	144	143	142	138	138
W.	134	130	133	132	—
W.	142	144	142	144	138
Mittel aller Versuche:	140	136	134	134	135

Das Resultat dieser zweiten Versuchsserie scheint lange nicht so deutlich zu sein, wie das der ersten. Doch glaube ich, die Verhältnisse entsprachen hier besser denjenigen, die bei der Ermittlung der Temperaturabhängigkeit herrschten. (S. Abschnitt 4 S. 74.)

Die Frequenzunterschiede betragen hier so wenig, daß ich von einer Korrektur der Werte der später zu besprechenden Temperaturkurve der Ruderbewegung glaube absehen zu müssen, weil die Genauigkeit dieser Werte nicht so groß ist, daß so feine Unterschiede noch zur Geltung kommen könnten. An dem Verlauf der Temperaturkurve ändert der wechselnde Sauerstoffgehalt jedenfalls äußerst wenig.

Dritter Abschnitt: Der Einfluß der Viskosität des Wassers.

Dieselben Überlegungen, die mich veranlaßt hatten, den Einfluß des Sauerstoffgehaltes auf die Ruderbewegungen von T. zu untersuchen, bewogen mich auch, den Einfluß der Viskosität des Wohnmediums in den Bereich meiner Betrachtungen zu ziehen. Es ist von vornherein klar, daß Bewegungen innerhalb einer Flüssigkeit in hohem Grade von der Zähigkeit derselben abhängen

müssen; daß infolgedessen die Beschleunigung der Ruderbewegungen eines Wasserbewohners durch Erhöhung der Temperatur zu einem großen Teil auf die stark verminderte innere Reibung des Wassers zurückgeführt werden muß. Die Arbeit, die jedesmal beim Schlage eines Schwimmfußes geleistet werden muß, ist um so kleiner, je höher die Temperatur oder je kleiner die Zähigkeit des Wassers ist. Diese Wirkung der wechselnden Viskosität muß bei der Berechnung der Temperaturkoeffizienten der Schwimmbewegungen im Wasser lebender Organismen berücksichtigt werden. Aber auch die Schnelligkeit der Herzpulsationen bei poikilothermen Tieren wird nicht nur eine Folge der von der Temperatur abhängenden Reaktionsgeschwindigkeit der im Organismus sich vollziehenden chemischen Prozesse sein, sondern sich auch in hohem Maße abhängig erweisen von der mit der Temperatur sich ändernden inneren Reibung der Blutflüssigkeit.

Wolfgang Oswald hat meines Wissens zum erstenmal in einer Reihe von Publikationen die Bedeutung der innern Reibung für die Schwimm- und Schwebefähigkeit der Organismen hervorgehoben (91—96). Dessen ungeachtet wird aber die innere Reibung bei den neueren Arbeiten über den Temperaturkoeffizienten tierischer Bewegungen z. B. bei Kanitz (66—70), nirgends berücksichtigt. Nach meinen Versuchen zu schließen ist aber die Bedeutung der innern Reibung so groß, daß die dadurch bedingte Korrektur in vielen Fällen die Temperaturkoeffizienten bedeutend reduzieren muß. Es fragt sich, ob man in solchen Fällen dann noch von einer Übereinstimmung des Verlaufs der chemischen Reaktionen, die sich im Innern der Organismen abspielen, mit der van 't Hoffschen Regel sprechen kann (60).

Zum Studium der Wirkung der Viskosität auf die Ruderbewegungen von T. verwendete ich Zuckerlösungen, deren Viskosität ich nach den Tabellen von Landolt und Börnstein berechnen konnte. Aus dem Vergleich mit den Viskositätswerten des Wassers bei verschiedenen Temperaturen ergab sich dann diejenige Temperatur, bei der das Wasser dieselbe innere Reibung aufweist wie die entsprechende Zuckerlösung. Auf diese Weise erhielt ich den Wert des Einflusses der wechselnden Viskosität des

Wassers auf die Ruderbewegungen innerhalb des Temperaturintervalls von 0—20° C.

In der folgenden Tabelle sind die Werte der spez. Viskosität (bezogen auf Wasser $0^0 = 100$) für Zuckerlösungen angeführt und daneben diejenigen Temperaturen, bei denen das Wasser dieselbe Zähigkeit aufweist wie die Zuckerlösung von dem angegebenen Prozentgehalt.

Tabelle 23. Spez. Zähigkeit von Zuckerlösungen bei 20° C.

Zucker %	Spez. Zähigk.	Temp. d. gleichzäh. Wassers	Zucker %	Spez. Zähigk.	Temp. d. gleichzäh. Wassers
0	56,2	20	11	76,8	8,2
1	57,6	19	12	79,4	7
2	59,1	18	13	82,0	6
3	60,3	17,1	14	84,9	4,8
4	62,4	15,7	15	87,9	3,5
5	64,3	14	16	91,0	2,5
6	66,1	13,2	17	94,1	1,3
7	86,6	12	18	98,0	0,4
8	70,7	11,1	19	102,0	—0,5
9	72,7	10,2	20	106,2	?
10	74,8	9,2			

Die Versuche wurden auf die Weise vorgenommen, daß ich die betreffenden Lösungen auf 20° C erwärmte, und durch entsprechendes Heizen des Laboratoirums dafür sorgte, daß die Temperatur möglichst konstant blieb. Meist gelang es mir, eintretende Temperaturschwankungen dadurch aufzuheben, daß ich in der Nähe der Versuchsgefäße eine Gaslampe anzündete, und wenn der Zweck erreicht war, wieder entfernte. Die Temperatur wurde mittelst eines in Zehntelgrade geteilten Thermometers abgelesen, das noch bequeme Schätzung der Hundertstel erlaubte. Die hohe Temperatur der Lösungen war nicht geeignet, die Versuche zu erleichtern. Je rascher und vorsichtiger ich zu Werke ging, um so weniger litten die Tiere unter der Behandlung. Die Zuckerlösungen schädigten die Tiere auch durch Wasserentzug. Ich verfuhr deshalb so, daß ich die Krebse langsam in Wasser auf 20° erwärmte, die Frequenz der Ruderbewegungen bestimmte, dann die Tiere einzeln abwechslungsweise und für kurze Zeit in die Lösung brachte, dann zur Erholung und nochmaligen Frequenzbestimmung wieder in Wasser, dann wechselweise wieder in eine andere Lösung, wieder in Wasser usw.

Ich untersuchte 16 Tiere und erhielt dabei etwa 120 verschiedene Frequenzwerte. Immer bestätigte es sich, daß bei zunehmender Viskosität die Bewegungen langsamer wurden.

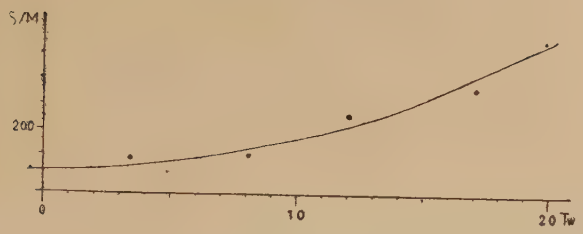
Da es sich für mich darum handelte, eine Korrektur an der Temperaturkurve der Ruderbewegungen vorzunehmen, so suchte

ich nach einem Gesetz, das die Abhängigkeit der Ruderbewegungen von der durch Temperatursteigerung (nicht durch Zusatz von Zucker zum Wasser) bewirkten Viskositätsänderung darstellt. Oder mit andern Worten, ich suchte nach Werten, die den im nächsten Abschnitt gegebenen Temperaturkoeffizienten entsprechen, indem sie die Koeffizienten darstellen, die man erhalten würde, wenn mit der Temperaturänderung nur die innere Reibung des Wassers und nicht auch die Reaktionsgeschwindigkeit im Innern des Organismus verändert würde. Diese »Zähigkeitsfaktoren« erhielt ich dadurch, daß ich die Frequenzen direkt auf die Temperatur bezog, welche das Wasser haben müßte, um den gleichen Zähigkeitsgrad aufzuweisen wie die den Frequenzen entsprechenden Zuckerlösungen. Ich bestimmte das Verhältnis derjenigen Frequenzen, die Lösungen entsprechen, welche die nämlichen Zähigkeiten aufweisen wie zwei Wassermengen von 10° Temperaturunterschied. Dieses Verhältnis ist nichts anderes als der Zähigkeitsfaktor. Auf welche Weise solche Faktoren auch aus Werten berechnet werden können, die einem Temperaturintervall von mehr oder weniger als 10° entsprechen, ist im nächsten Abschnitt dargelegt.

Die folgenden Tabellen enthalten die Resultate einiger Versuche. Es bedeutet % den Gehalt der Zuckerlösung, T. die Temperatur derselben, S/M die Frequenz, Qz den Zähigkeitsfaktor und Tw die Temperatur des gleichzähen Wassers.

Tabelle 24. Männchen, (s. Kurve 5.)

%	T	S/M	Tw	Qz
0	19,50	276		
3	19,42	234	17,1	1,702
0	20,20	269		1,245
7	19,45	210	12	
0	20,33	268		1,43
11	19,95	183	8,2	
0	20,40	270		1,086
15	20,21	176	3,5	
0	20,40	277		1,43
19	20,20	168	0,5	
0	20,45	278		



Kurve 5.

Tabelle 25. Männchen.

%	T	S/M	Tw	Qz
0	19,90	463	19,9	
2	20,20	436	18,1	1,50
0	19,91	480		1,24
10	19,92	360	9,2	
0	19,88	470		1,10
18	20,00	330	0,4	

Tabelle 26. Weibchen.

0	20,30	485	20,3	
3	20,30	408	17,1	1,69
0	20,34	480		1,16
7	20,45	382	12,0	
0	20,40	484		1,17
11	20,28	360	8,2	
0	20,43	480		1,20
15	20,38	330	3,5	
0	20,40	486		?
19	20,40	300 ?	— 0,5	
0	20,41	476		

Der Wert 300 für Lösung 19 % liegt, wie die graphische Darstellung zeigte, ganz außer der Reihe, er liegt viel zu tief. Überdies zeigt der darauf folgende Wert 476 für reines Wasser, daß das Tier bereits eine Schädigung durch die ungünstigen Umstände erlitten hat.

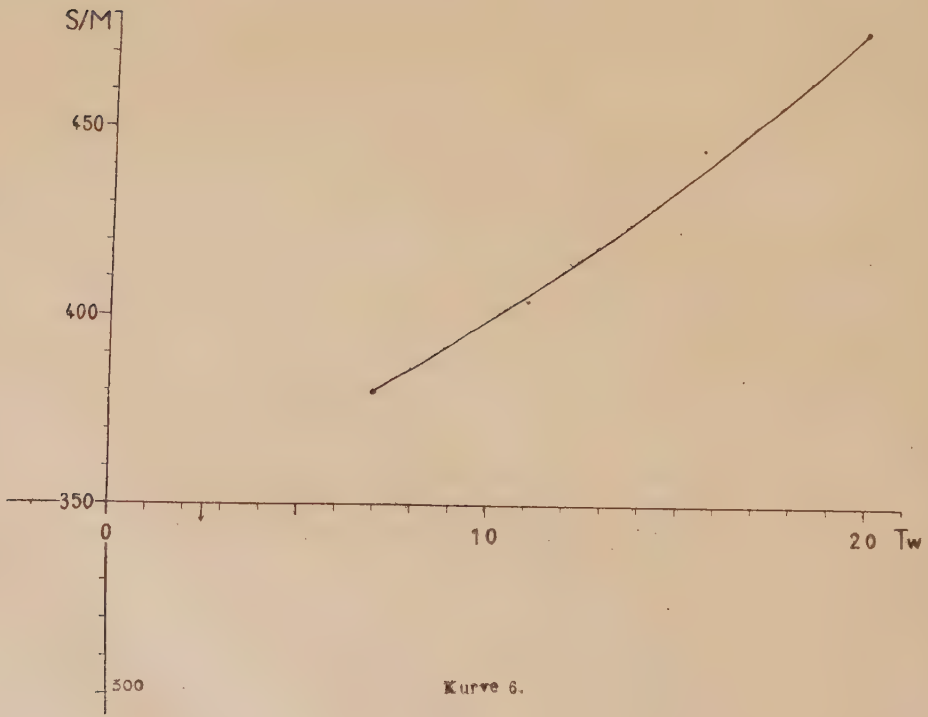
Tabelle 27. Männchen.

%	T	S/M	Tw	Qz
0	19,81	228	19,81	
9	19,88	180	10,2	1,28
0	20,09	228		1,08
14	20,12	172	4,8	
0	—	—		
14	20,12	174	4,8	
0	20,13	226		1,21
9	20,22	194 ?	10,2	
0	20,48	222		1,18
0	20,00	228	20,0	

Hier wurde dasselbe Tier, ein halbwüchsiges Männchen, zweimal dem Versuch unterworfen, nur gelangten die Lösungen das zweitemal in umgekehrter Reihenfolge zur Anwendung. Die gute Übereinstimmung zwischen beiden Hälften des Versuches zeigt, wie wenig das Tier durch die Behandlung geschädigt worden war. In der zweiten Hälfte findet sich nur ein Wert (194, Lösung 9%), der mit dem entsprechenden der ersten Hälfte nicht gut übereinstimmt. Dieser Wert ist, weil unsicher, in meinem Versuchsprotokoll mit einem Fragezeichen versehen, der entsprechende Wert 180 in der ersten Hälfte dagegen zweimal gleich groß erhalten.

Tabelle 28. Männchen (s. Kurve 6).

%	T	S/M	Tw	Qz
0	20,22	478		
16	20,26	300?	2,5	
0	20,31	474		?
12	20,37	380	7,0	
0	20,25	475		1,16
8	20,37	404	11,1	
0	20,38	475 ca.		1,23
4	20,27	445	15,7	
0	20,40	479		1,17
0	20,00	477	20,0	



Kurve 6.

Der Wert 300 bei Lösung 16 % liegt, wie die graphische Darstellung zeigte, ganz außerhalb der Reihe der andern Werte. Man erwartete etwa den Wert 360. Eine Ursache für dieses abnorme Verhalten kann ich nicht angeben.

In der folgenden Tabelle 29 sind nun die Zähigkeitsfaktoren für die einzelnen Tiere zusammengestellt. Am Ende jeder Zeile findet sich der Mittelwert für jedes einzelne Tier. Die Faktoren sind so angeführt, daß diejenigen für tiefe Temperaturen am Anfang, diejenigen für höhere Temperaturen am Ende jeder Zeile stehen. Zuletzt folgt der Mittelwert. Die eingeklammerten Zahlen sind bei der Berechnung der Mittelwerte nicht berücksichtigt.

Tabelle 29. Zusammenstellung der Zähigkeitsfaktoren.

1,13, 1,086, 1,43, 1,245, 1,702	**1,31**
(1,945, 1,53, 4,11	2,528)
1,20, 1,17, 1,16	**1,177**
1,17, 1,35, 1,19, 1,08	**1,197**
1,10, 1,24, 1,50	**1,28**
1,16, 1,23, 1,17	**1,187**
1,30	**1,30**
(1,69) 1,13, 1,17	**1,15**
1,32, 1,13, 1,12, 1,37	**1,235**
1,08, 1,28,	**1,18**
Mittelwert:	**1,23.**

Einzelne Resultate zeigen so große Abweichungen von den allgemein beobachteten Verhältnissen, daß sie nicht zur Berechnung der Mittelwerte verwendet werden konnten. Die für die einzelnen Tiere erhaltenen Faktoren zeigen eine ziemliche Konstanz und weichen nur wenig vom Mittelwert 1,23 ab. Aus den in Tabelle 29 gegebenen Zahlenreihen läßt sich irgendein Gang des Faktors mit steigender Temperatur nicht nachweisen. Wir finden kleine und große Werte am Anfang wie am Ende der Zeilen. Diese Konstanz des Faktors (im Vergleich zu den Temperaturkoeffizienten, die z. B. Kanitz anführt) läßt vermuten, daß wir es mit einer reinen Exponentialfunktion der Temperatur zu tun haben (nämlich mit Frequenzwerten, die in geometrischer Progression mit steigender Temperatur zunehmen). Da nun, wie im nächsten Abschnitt erörtert ist, die Reaktionsgeschwindigkeit vieler physiologischer Prozesse und auch der Ruderbewegung von T. eine Ex-

ponentialfunktion der Temperatur darstellt, so können die hier erhaltenen Werte, resp. der Mittelwert 1,23, um so leichter zur Korrektur der Temperaturkoeffizienten der Ruderbewegung angewendet werden.

Damit ist der Zweck meiner Untersuchungen über den Einfluß der Viskosität auf die Ruderbewegungen von T. erreicht.

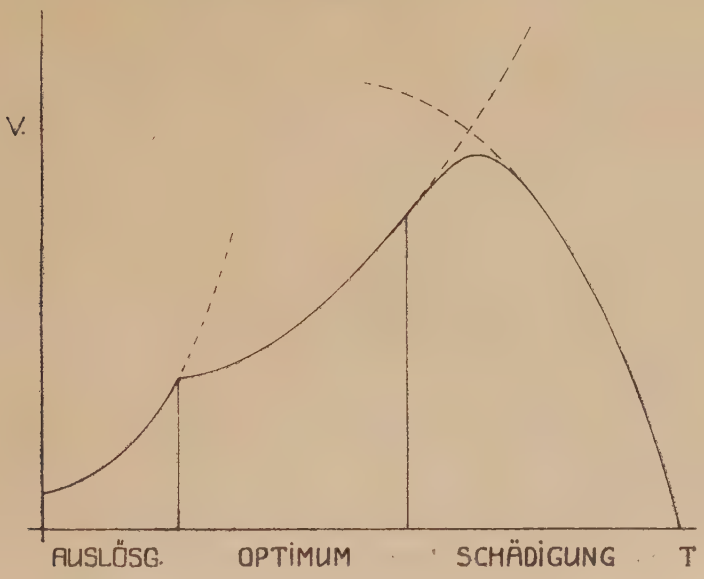
Das Resultat der Experimente ist folgendes:

Durch Erhöhung der Temperatur des Wassers wird dessen Zähigkeit so geändert, daß durch diese Änderung allein eine Beschleunigung der Ruderbewegungen von T. um 1,23 pro 10° C eintreten müßte. Dieser Zähigkeitsfaktor 1,23 ist bei der theoretischen Betrachtung der Temperaturabhängigkeit der Ruderbewegungen in Betracht zu ziehen.

Vierter Abschnitt: Der Einfluß der Temperatur.

Van 't Hoff hat seinerzeit in dem berühmten Buch »Vorlesungen über theoretische und physikalische Chemie« (60) eine Regel aufgestellt, die besagt, daß durch Temperatursteigerung um 10° die Geschwindigkeit der chemischen Reaktionen verdoppelt bis verdreifacht wird. Mit andern Worten, der Quotient, den man erhält, wenn man die Reaktionsgeschwindigkeit eines Systems bei t^0 und bei t—10° mißt und den ersten Wert durch den zweiten dividiert, liegt zwischen 2 und 3. Dieser Quotient heißt Temperaturquotient oder Temperaturkoeffizient. Van 't Hoff wies darauf hin, daß auch Lebensvorgänge nach seiner Regel verlaufen können. Seither sind eine ganze Anzahl Arbeiten erschienen, die sich mit dem Einfluß der Temperatur auf die Lebensvorgänge befassen. Ich nenne hier Blackman, Jost, Kanitz, Peter und Pütter, deren Arbeiten zum Teil im Literaturverzeichnis zu finden sind. Es kann sich für mich nicht darum handeln, eine kritische Übersicht der Literatur zu geben. Meine Untersuchungen haben nur den Zweck, die Art der Abhängigkeit der Ruderbewegungen von T. von der Temperatur festzustellen und das daran Neue hervorzuheben. Eine ausgezeichnete Zusammenstellung der bisherigen Ergebnisse hat uns Kanitz (70) gegeben. Sein Buch läuft darauf hinaus, zu zeigen, wie die aller verschiedensten physiologischen Vorgänge der van 't Hoffschen Regel (Reaktionsgeschwindigkeitstemperaturregel, R. G. T.-Regel) gehorchen. Er betont, daß das Zutreffen der Regel verwunderlich sei und sich nur dadurch erklären lasse, daß die Geschwindigkeit der Lebensvorgänge immer identisch sein müsse mit der Geschwindigkeit des langsamsten Vorgangs, der bei der betreffenden Lebenserscheinung beteiligt sei. Ferner zeigt er, daß die R. G. T.-Regel meist nur innerhalb der Behaglichkeitsgrenzen zutrifft, während unterhalb der Quotient größer als der Regel entsprechend, oberhalb kleiner ist.

Nach den bisherigen Erfahrungen kann man die Reaktionsgeschwindigkeitstemperaturkurve in drei Teile teilen, in einen ersten Teil, der unterhalb der Behaglichkeitsgrenzen liegt, in einen zweiten Teil, für den die R. G. T.-Regel zutrifft, und in einen dritten Teil oberhalb der Behaglichkeitsgrenzen. Im ersten Teil steigt die Temperaturkurve steil an, der Quotient kann dort sehr hoch sein. Der zweite Teil ist vom ersten durch einen Knick abgesetzt, in seinem Bereich trifft die Regel zu, die Kurve verläuft weniger steil als im ersten Teil. Im dritten Teil biegt die Kurve immer mehr nach unten, der Koeffizient wird kleiner und schließlich ein echter Bruch. (S. Kurve 7.)



Kurve 7.

So haben wir ein Ansteigen der Reaktionsgeschwindigkeit, ein Maximum und schließlich ein Abfallen derselben, das durch den Tod des Organismus begrenzt wird. Es ist interessant zu sehen, daß das Maximum der Vorgänge bereits oberhalb der Behaglichkeitsgrenzen liegt, und daß es für einen bestimmten Vorgang, wie Blackman (9) gezeigt hat, kein bestimmtes Maximum gibt, daß im Bereich der Temperaturen, die über der Behaglichkeitsgrenze liegen, die Reaktionsgeschwindigkeiten mit der Zeit abnehmen, auch wenn die Temperatur nicht weiter fortschreitet. Je nachdem ein Organismus kürzere oder längere Zeit solchen Temperaturen ausgesetzt war, werden wir für die Reaktionsgeschwindigkeiten größere oder kleinere Werte erhalten, das Maximum wird höher oder tiefer liegen. Diese Erscheinung ist darauf zurückzuführen, daß neben dem ersten Vorgang, dessen Geschwindigkeit mit steigender Temperatur immer größer wird, andere Prozesse auftreten, die den Organismus schädigen und damit die Geschwindigkeit des primären Vorgangs

beschränken. Die Abnahme der Temperaturkoeffizienten oberhalb der Behaglichkeitsgrenzen ist somit auf schädigende Vorgänge zurückzuführen. Dann ist aber das Maximum, das wir bei Beobachtung eines Vorgangs vielleicht finden, nicht auch das Optimum für diesen Vorgang. Die Kurve 7 muß dann ihren bisherigen Namen Optimumkurve einbüßen. Die hohen Temperaturkoeffizienten im ersten, unterhalb der Behaglichkeitsgrenzen gelegenen, Temperaturgebiet erklärt Kanitz (68 u. 70) folgendermaßen: Es ist bekannt, daß für die Zersetzung der Eiweißkörper sehr hohe Temperaturkoeffizienten gelten. Es ist daher sehr wahrscheinlich, daß auch die Entstehung der Eiweißkörper durch Temperatursteigerung eine sehr starke Beschleunigung erfährt. Wahrscheinlich findet in dem unterhalb der Behaglichkeitsgrenzen gelegenen Temperaturgebiet die Entstehung von Fermenten, Eiweißkörpern, statt, die sich an den Stoffwechselvorgängen beteiligen müssen. Da nun diese Bildung wahrscheinlich sehr hohen Temperaturkoeffizienten folgt, werden die durch die Fermente ausgelösten Reaktionen eine der Bildung der Fermente entsprechende Beschleunigung erfahren. Daher die hohen Temperaturkoeffizienten der tieferen Temperaturgebiete. Kanitz bezeichnet den Abschnitt niedriger Temperatur, in dem die hohen Temperaturkoeffizienten vorherrschen, mit dem Namen »Auslösungsphase«, weil hier durch die Entstehung der Fermente viele Lebensvorgänge erst hervorgerufen, ausgelöst werden. Es ist sicher, daß die Auslösungsphase nicht als ein optimales Gebiet bezeichnet werden darf; hat doch schon O. Hertwig bei Rana nachgewiesen, daß Erniedrigung der Temperatur bis in das Gebiet der Auslösungsphase konstitutionelle Störungen bei den Tieren hervorruft, so daß die Entwicklung nicht mehr normal verläuft (55). Als Optimum für einen Lebensvorgang bleibt uns nur das Gebiet übrig, das zwischen der Auslösungsphase und jenen Temperaturgebieten gelegen ist, die bereits eine Schädigung der Tiere bedingen, also nur das Gebiet innerhalb der Behaglichkeitsgrenzen. In diesem allein sind die Lebensvorgänge zu ihrer vollen Wirksamkeit entfaltet, ohne daß gleichzeitig durch zu hohe Temperatur der Organismus Schaden litte. Das Gebiet oberhalb des Optimums möchte ich in Anlehnung an das Wort Auslösungsphase mit dem Ausdruck »Schädigungsphase« bezeichnen.

Es wird nun meine Aufgabe sein, an Hand meiner Versuchsresultate die Abhängigkeit der Ruderbewegungen von T. von der Temperatur zu schildern. Vorerst aber einige Bemerkungen zur Berechnung der Temperaturkoeffizienten. Die Regel, daß chemische Reaktionen, wie auch Lebensvorgänge, durch Steigerung der Temperatur um 10° eine Beschleunigung erhalten, die ihre Geschwindigkeit auf das 2- bis 3fache erhöht, wobei selbstverständlich die Beschleunigung für ein und denselben Vorgang für weite Temperaturgebiete konstant bleibt, besagt nichts anderes, als daß die Geschwindigkeit der betreffenden Vorgänge eine Exponentialfunktion der Temperatur sei. Ist die Reaktionsgeschwin-

digkeit aber eine Exponentialfunktion der Temperatur, so müssen für sie folgende Gleichungen gelten[1]):

$$1.\ \frac{v_{(t+10)}}{v_t} = Q_{10}.$$

$$2.\ v_2 = v_1 \cdot Q_{10}^{\frac{(t_2+t_1)}{10}}$$

$$3.\ Q_{10} = \sqrt[\frac{t_2-t_1}{10}]{\frac{v_2}{v_1}} = \left(\frac{v_2}{v_1}\right)^{\frac{10}{t_2-t_1}}$$

Hierin bedeuten Q_{10} den Temperaturkoeffizienten, v_t die Geschwindigkeit bei der Temperatur t, $v_{(t+10)}$ die Geschwindigkeit bei der Temperatur $t + 10$, v_1 u. v_2 Geschwindigkeiten bei den Temperaturen t_1 u. t_2. Zur Berechnung der Temperaturkoeffizienten diente Gleichung 3. Dieselben und eine Anzahl anderer Gleichungen finden sich bei Kanitz (70).

Die Versuche zur Bestimmung der Temperaturkoeffizienten der Ruderbewegungen von T. wurden folgendermaßen ausgeführt:

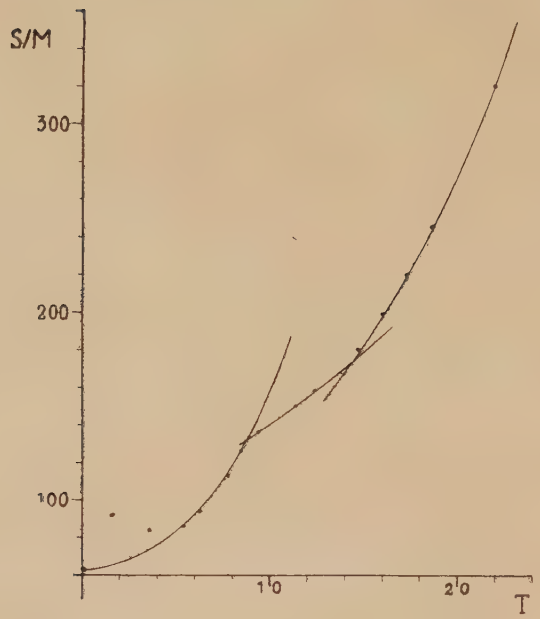
Die Tiere wurden einzeln in ein weites Reagensglas gebracht, dieses in ein größeres Gefäß mit Wasser gestellt und die Temperatur dadurch geregelt, daß dem Wasser im äußeren Gefäß entweder Eis oder warmes Wasser zugesetzt wurde. Die Ablesung der Temperatur geschah mit einem in Zehntelgrade eingeteilten Thermometer. Die Beleuchtung betrug nie weniger als 25 MK, so daß nie der Fall eintrat, daß etwa eine weitere Steigerung der Beleuchtung eine Vermehrung der Geschwindigkeit hätte hervorbringen können.

Die Versuchsresultate sind zum Teil in den folgenden Tabellen niedergelegt und durch entsprechende Kurven erläutert.

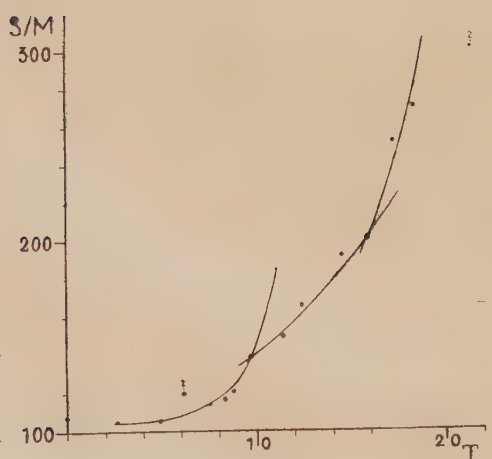
Tabelle 30. Weibchen mit reifen Eiern (s. Kurve 8).

T	S/M	Q_{10}		T	S/M	Q_{10}
0,0	63,5			9,4	136	
1,6	92		Eiablage!	11,4	150	1,63
3,6	84			12,4	158	1,67
5,3	86			14,7	180	1,64
6,3	94	2,43		16,1	199 ?	2,05
7,8	113	3,404		17,4	220	2,17
8,5	126	4,52		18,7	245	2,29
				22,0	320	2,24

1) Tatsächlich ist die Beschleunigung der chemischen Reaktionen nicht in allen Temperaturgebieten dieselbe, sondern der Quotient nimmt mit steigender Temperatur langsam ab (S. van 't Hoff l. c.). Diese Abnahme ist aber so unbedeutend, daß sie bei den Reaktionen der Organismen nicht in Betracht kommt.



Kurve 8.

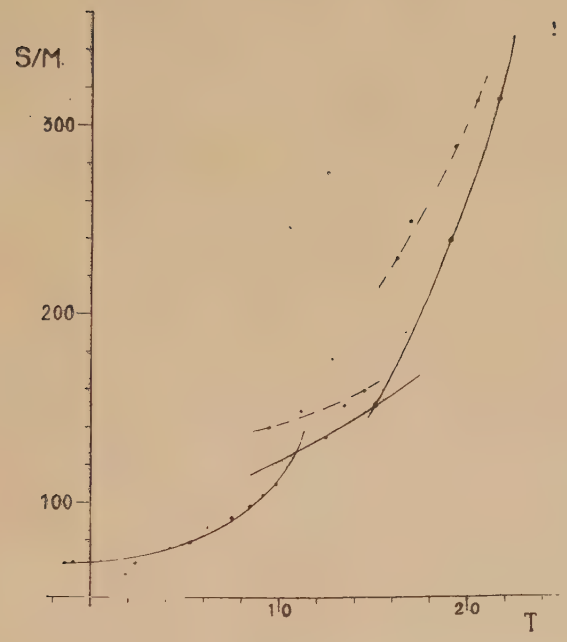


Kurve 9.

Tabelle 31.

Ausgewachsenes Weibchen (s. Kurve 9).

T	S/M	Q_{10}	
0,0	108		
2,6	105	1,04	
4,9	106		
6,1	120	1,37	
7,5	114		
8,3	117	1,38	
8,8	121	1,95	
9,7	139	4,63	
11,4	150	1,56	
12,4	166	2,76	
14,6	192	2,29	1,81
16,0	202	1,42	
17,4	252	2,68	
18,5	270	1,87	
21,7	300?	1,40	



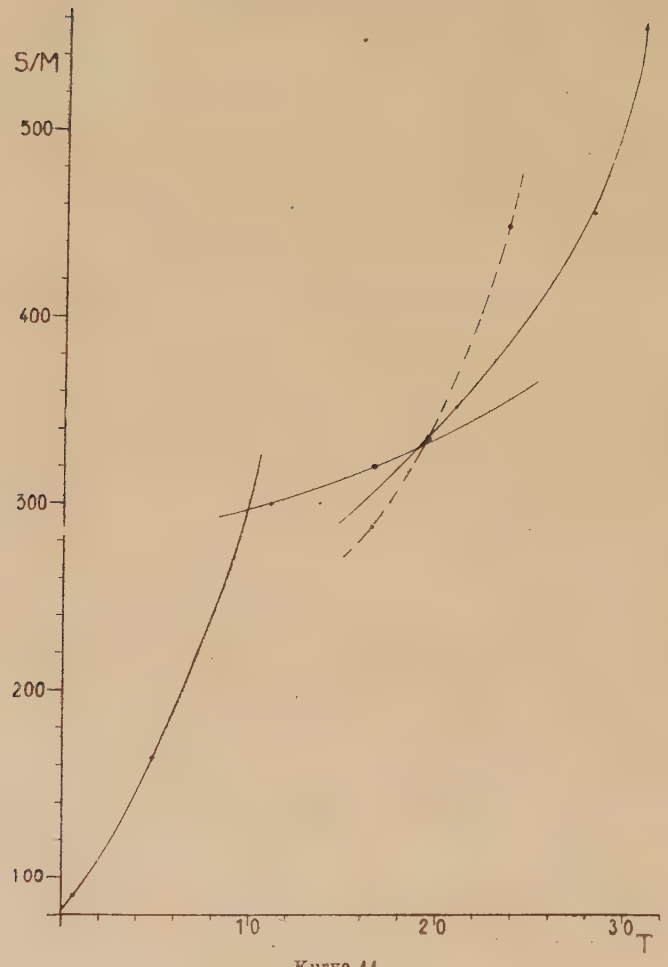
Kurve 10.

Tabelle 32. Weibchen (s. Kurve 10.)

T	S/M	Q_{10}	
—1,4	68		Eiablage!
—0,9	68		
1,9	62		
2,2	68	1,62	
5,3	79		
6,15	87	2,03	
7,45	92		
8,4	99		
9,23	104	3,59	
9,85	110		
12,46	135		
15,2	152	1,54	
19,15	240		
21,9	316	2,72	
24,4	350?	1,50	2,16

Tabelle 33. Dasselbe Tier, langsame Abkühlung innerhalb 4 Std. 15 Min. (s. Kurve 10).

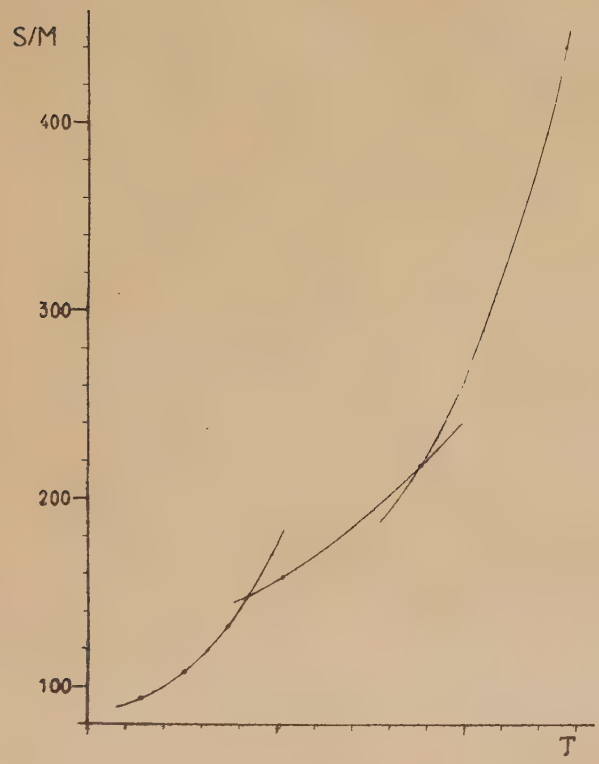
T	S/M
20,7	315
19,55	290
17,1	250
16,4	230
14,6	160
13,5	152
11,25	149
9,5	140



Kurve 11.

Tabelle 34. Larve, ca. 6 Std. alt, s. Kurve 11.

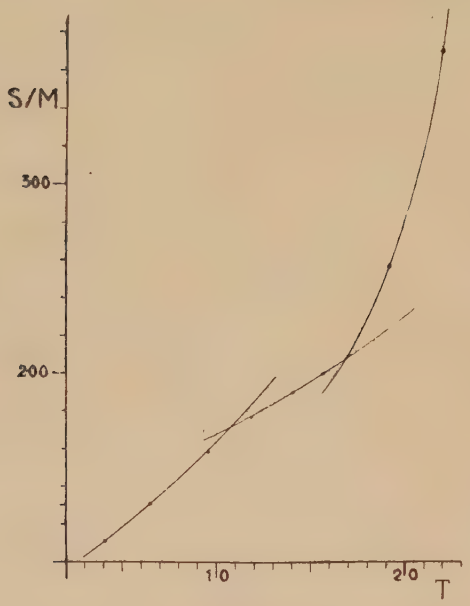
T	S/M	Q_{10}	Bemerkungen
0,6	90	4,17	Nicht im Stande zu schwimmen!
4,8	164		Schwimmt!
11,1	300	1,12	
13,7	300		
16,6	320		
21,0	352	1,45	Von 16,6° an können die Schläge der Ruderantennen nur dadurch gezählt werden, daß ein Metronom auf 4mal kleinere Frequenz eingestellt wird.
28,4	456	2,08	
31,0	552		
23,8	448	2,52	
19,5	336		
16,5	288		



Kurve 12.

Tabelle 35. Weibchen (s. Kurve 12).

T	S/M	Q_{10}	Bemerkungen
2,8	94		Am Boden!
		1,83	
5,1	108		Beginnt zu schwimmen!
		2,39	
7,4	132		
		1,56	
10,3	158		
		2,38	
17,6	218		
25,7	441		
31,7	?		Frequenz nicht mehr zu zählen: Übergang in Zittern, da die Füße den rasch sich folgenden Impulsen nicht mehr folgen.



Kurve 13.

Tabelle 36. Männchen (s. Kurve 13).

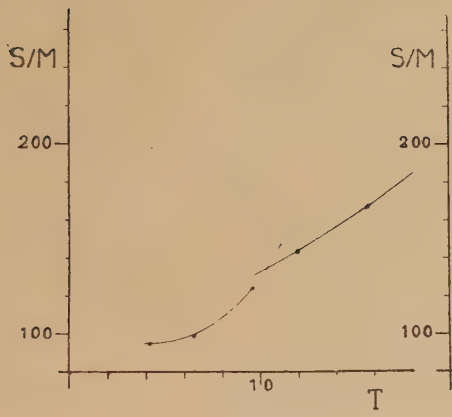
T	S/M	Q_{10}	Bemerkungen
4,1	111		Am Boden!
6,5	131	1,90	Schwimmt!
9,6	158		
11,9	177	1,36	
14,1	190	1,36	
15,7	200		
17,1	237	2,05	Wert 237 unsicher!
19,2	257	2,45	
22,1	270		

Tabelle 37. Weibchen (s. Kurve 14).

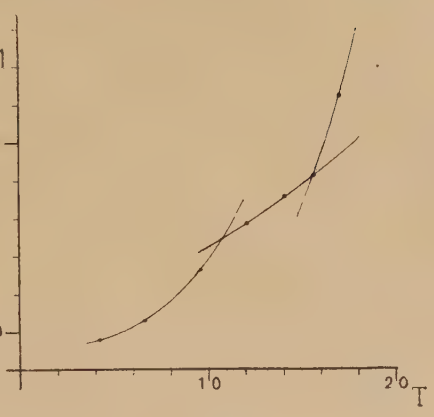
T	S/M	Q_{10}	Bemerkungen
4,2	95	1,20	Am Boden!
6,5	99	2,07	Beginnt zu schwimmen!
9,6	124		
12,1	143		
14,1	167?	1,47	
15,7	167		

Tabelle 38. Weibchen (s. Kurve 15).

T	S/M	Q_{10}	Bemerkungen
4,2	96	1,57	Am Boden!
6,6	106	2,13	Beginnt zu schwimmen!
9,6	133		
12,1	158	1,53	
14,1	172	1,47	
15,7	183	4,37	
17,1	225	2,17	
19,2	240?		Bewegung unregelmäßig.



Kurve 14.



Kurve 15.

Bei Betrachtung der Tabellen und Kurven fällt zuerst auf, daß die Temperaturkurve nicht entsprechend den bisherigen Anschauungen nur an einer Stelle, dem Übergang zwischen der Auslösungsphase und dem Behaglichkeitsgebiet, einen Knick aufweist, sondern deutlich in drei voneinander geschiedene Teile zerfällt (s. Kurve 7 und 8—15). Der erste Teil, der die Auslösungsphase darstellt, zeichnet sich dadurch aus, daß die Temperaturkoeffizienten in seinem Bereich mit zunehmender Temperatur ganz bedeutend ansteigen, in Tabelle 31 z. B. von 1,04 bis 4,63. Ich habe bei Kaniz (70) vergebens nach Beispielen gesucht, an denen auch ein Ansteigen der Koeffizienten innerhalb der Auslösungsphase zu konstatieren wäre. Im Gegenteil, die Beispiele, die Kanitz anführt, und es sind ihrer eine große Anzahl, weisen immer am Anfang der Auslösungsphase größere Werte auf als am Ende derselben. Worauf die von mir hier zum erstenmal konstatierte Erscheinung zurückzuführen ist, läßt sich höchstens vermuten. So könnte man mit Kanitz (67) die Bildung von Fermenten dafür verantwortlich machen, deren Wirkung ihrer Konzentration proportional, deren Konzentration aber eine Funktion der Temperatur wäre.

In Tabelle 30 fällt der Wert 92 für die Frequenz bei der Temperatur 1,6° ganz außerhalb der übrigen Werte, und auch die beiden folgenden Zahlen 84 und 86 scheinen mir noch zu hoch zu

sein. Seine Erklärung findet das Abweichen von der Norm in der bei der tiefen Temperatur erfolgten Ablage der Eier. Sehr häufig bemerkte ich, daß reife Weibchen, sobald sie durch Anfassen, Narkotisieren oder Temperaturschwankungen gereizt wurden, sich ihrer Eier entledigten. Die Eiablage ist aber immer mit großen Schwankungen der Ruderfrequenz verbunden. Eine ähnliche Störung sehen wir bei Kurve 9, Tabelle 31. Hier fand allerdings keine Eiablage statt, sondern es handelt sich um eine plötzliches Ansteigen der Frequenz ohne ersichtlichen Grund. Wie ich schon oben erwähnte, dürfte die Frequenzsteigerung mit der Fortpflanzungstätigkeit zusammenhängen.

Beim Übergang in die 2. Phase findet immer eine plötzliche starke Abnahme des Temperaturkoeffizienten statt. Die Kurve zeigt einen deutlichen Knick. Interessant ist die Lage des Punktes, an dem die Linie gebrochen wird. Sie stimmt fast regelmäßig mit der Temperatur 9—11° überein. Innerhalb der 2. Phase schwankt der Temperaturkoeffizient nur unbedeutend, wie die Tabellen 30, 34, 36, 38 lehren. Diese mittlere Phase ist nach oben wieder durch einen Bruch abgesetzt von der nun folgenden letzten,

der Schädigungsphase. Die deutliche Absetzung zwischen dem mittleren und letzten Kurventeil stellt eine bis dahin, wie ich glaube, unbekannte Erscheinung dar. Auf die niedrigen Temperaturkoeffizienten des optimalen Temperaturgebietes folgen unvermittelt sehr hohe Zahlen. Namentlich deutlich setzt sich der 3. Kurventeil in den Kurven 10 und 15 von dem vorhergehenden ab. Nach den bisherigen Anschauungen sollte die Schädigung des Organismus in der letzten Phase zu einer Verlangsamung der Stoffwechselvorgänge führen. Hier tritt gerade das Gegenteil in Erscheinung. Sobald die Temperatur über 16° steigt (bei den einzelnen Tieren ist diese Grenze um weniges verschoben), wird die Ruderbewegung ganz erheblich beschleunigt. Die Koeffizienten, die in der mittleren Phase alle kleiner waren als 2, sind hier fast ohne Ausnahme größer als 2. Je höher nun die Temperatur anstieg, um so rascher wurde die Bewegung, bis sie schließlich oberhalb 25° in Zittern der Extremitäten auslief. Steigerte ich die Temperatur noch mehr, so trat plötzlich ein Stillstand der Bewegung ein

und die Tiere gingen innerhalb weniger Sekunden zugrunde. Von einer Abnahme des Temperaturkoeffizienten im Bereich der Schädigungsphase ist nur bei den Kurven 9 u. 10 etwas zu sehen. Von einem »Kleiner als 1 Werden« des Quotienten konnte ich nirgends etwas konstatieren.

Die Kontrolle der Ruderbewegungen oberhalb 25° ist äußerst schwierig, gilt es doch Ruderschläge zu zählen, deren Zahl pro Sekunde mehr als 9 betrug. In einem solchen Falle half ich ich mir dadurch, daß ich ein Metronom so einstellte, daß auf 4 Ruderschläge ein Schlag des Instruments kam und die Frequenz des Metronoms mit 4 multiplizierte. Die Einstellung des Metronoms wurde mir dadurch ermöglicht, daß es wohl gelang, die Ruderfrequenz eine kurze Zeit zu erfassen und mit dem Instrument zu vergleichen, nicht aber sie während einer ganzen Minute, was zum mindesten erforderlich gewesen wäre, zu zählen.

Die Abgrenzung des mittleren Kurventeils bei 9 und 16° muß den aufmerksamen Beobachter unbedingt auf den Vergleich mit den Grenzen der thermotropischen Reaktion führen. Die Analogie der beiden Erscheinungen springt förmlich in die Augen. Und wenn ich bei der Besprechung der Tropismen die thermotropische Reaktion als eine Flucht in das Temperaturgebiet darstellte, das den Tieren am besten zusagt, so gibt mir nun die physikalisch-chemische Untersuchung der Ruderbewegungen das Mittel in die Hand, den Unterschied zwischen den Gebieten mit positivem und negativem Thermotropismus und demjenigen ohne Tropismus zu zeigen.

Das Gebiet oberhalb 16° muß nach dem, was ich im allgemeinen Kapitel über die Biologie von T. und im Kapitel über die Züchtung gesagt habe, als das Gebiet bezeichnet werden, dessen hohe Temperatur die Tiere schädigt. Hier können sie nur kurze Zeit aushalten, ohne daß tödliche Störungen ihnen ein rasches Ende bereiten. Es fragt sich nur, warum die Schädigung der Krebse nicht eine Abnahme der Frequenz zur Folge hat. Winterstein hat vor einigen Jahren (114) nachgewiesen, daß die Wärmelähmung nichts anderes darstellt als eine Erstickungserscheinung, die dadurch hervorgerufen wird, daß die Sauerstoffzufuhr für den durch die hohe Temperatur gesteigerten Sauerstoffbedarf nicht mehr ausreicht. Die Narkose ist nach demselben Autor ebenfalls

eine Erstickungserscheinung, die dadurch hervorgerufen wird, daß die Narkotika zwar nicht den Sauerstoffbedarf erhöhen, aber die Sauerstoffatmung behindern, so daß dieselbe nicht mehr für den normalen Bedarf ausreicht. In beiden Fällen, bei der Wärmelähmung und bei der Narkose tritt zuerst ein Erregungsstadium auf, das W. auf unvollständig oxydierte, erregend wirkende Stoffe zurückführt. In unserm Fall haben wir es bei der dritten Phase wahrscheinlich mit dem Erregungsstadium der Wärmelähmung zu tun. Es zeigt hier einen plötzlichen Übergang in das Stadium der Wärmestarre, auf welches rasch der Tod folgt. Darum sehen wir in unserm Fall nicht eine Abnahme der Ruderfrequenz in der dritten Phase, sondern im Gegenteil eine fortlaufende Steigerung. Die Erhöhung der Frequenz kann auch anhalten, wenn die Temperatur wieder erniedrigt wird, wie Kurve 10 (S. 79) zeigt, wo bei der Abkühlung die ganze Kurve nach oben und etwas nach links verschoben wiederkehrt. Nach dem Verschwinden der erregend wirkenden Stoffe dürfte die Kurve wieder ihren alten Platz einnehmen.

Daß der erste Teil der Temperaturkurve tatsächlich dasjenige Gebiet wiedergibt, in dem die einzelnen Reaktionen des Stoffwechsels erst ausgelöst werden, habe ich bereits bei der Besprechung des photokinetischen Effektes gezeigt. Derselbe tritt erst in der zweiten Hälfte der ersten Phase hervor, nämlich zwischen 5 und 8°C.

Damit ist der direkte Beweis geliefert, daß die Kanitzsche Auffassung der ersten Phase als der Auslösungsphase wirklich zu Recht besteht.

Wenn ich dabei die Änderung eines chemischen Gleichgewichts zugunsten der Bildung eines den Lichtreiz vermittelnden Stoffes zur Erklärung herbeigezogen habe, so steht diese Auffassung ganz im Einklang zu den Anschauungen des Entdeckers der Auslösungsphase.

Die Zunahme der Temperaturkoeffizienten bis unmittelbar an die Grenze des mittleren Kurventeils ist mir der Beweis dafür, daß die Auslösung bis zu jener Grenze ununterbrochen fortschreitet. Erst in der mittleren Phase tritt ein gewisser stationärer Zustand ein. Kanitz hat schon 1907 (67) bemerkt, daß dann

die Temperaturkoeffizienten innerhalb eines erheblichen Temperaturgebietes konstant bleiben können, wenn der Einfluß des Gefäßes, in dem sich die chemischen Reaktionen abspielen, in unserem Falle also der Einfluß der Zelle, sich nicht ändert, resp. die Änderung unterhalb der Beobachtungsfehler liegt. Die Konstanz der Koeffizienten innerhalb der mittleren Phase spricht also dafür, daß der physiologische Zustand der Tiere innerhalb dieses Gebietes derselbe bleibt. Dieses Gebiet, in dem die Stoffwechselvorgänge zu ihrer vollen Entfaltung gelangt sind, und wie wir später sehen werden, ungefähr eine konstante Geschwindigkeit aufweisen, möchte ich die »optimale Phase« benennen. Es ist das Gebiet derjenigen Temperatur, »die dauernd die größten Werte der physiologischen Prozesse erzielt« (Jost 65).

Ich habe im Vorigen die Temperaturkurve der Ruderbewegungen besprochen, ohne auf den absoluten Wert der Temperaturkoeffizienten näher einzugehen. Nach den in Abschnitt 3 dieses Kapitels gegebenen Ausführungen kann der absolute Wert des Temperaturkoeffizienten nur dann ermittelt werden, wenn auch der Einfluß der mit der Temperatur wechselnden inneren Reibung des Wassers mit berücksichtigt wird. Die Geschwindigkeit eines chemischen Prozesses kann offenbar auf zwei Wegen gemessen werden, 1. indem man die in der Zeiteinheit entstandenen Reaktionsprodukte mißt, 2. durch Messung der entstandenen oder verbrauchten Energie, die auch als Reaktionsprodukt aufgefaßt werden kann. In unserm Fall geschah die Messung mittelst des zweiten Verfahrens. Die Energie wurde durch eine Bewegungsgröße gemessen. Diese Bewegungsgröße stellt aber nicht ein unveränderliches Maß dar, sondern ein Maß, das mit steigender Temperatur ständig abnimmt. Wird demnach die Energieproduktion mit diesem Maße gemessen, so werden die erhaltenen Werte immer zu groß, und das um so mehr, je höher die Temperatur steigt. Da wir es nun mit der Beschleunigung der Energieproduktion zu tun haben, und diese zu messen das Ziel unserer Untersuchungen darstellt, so genügt es, wenn wir die Beschleunigung der Ruderbewegung durch die Beschleunigung der Änderung unseres Maßes dividieren, um den absoluten Wert der Beschleunigung der Reaktion, d. h. die absoluten Temperaturkoeffizienten zu erhalten.

In der folgenden Tabelle sind die Koeffizienten der einzelnen Phasen ohne und mit Korrektur aufgeführt. Der korrigierte Wert ergibt sich aus den ursprünglichen durch Division durch den Zähigkeitsfaktor 1,23.

Tabelle 39. Temperaturkoeffizienten.

Auslösungsphase:		Optimale Phase:		Schädigungsphase:	
Urspr.	Korr.	Urspr.	Korr.	Urspr.	Korr.
Werte		Werte		Werte	
2,43	1,89	1,63	1,33	2,17	1,77
3,404	2,76	1,67	1,36	2,25	1,83
4,52	3,67	1,64	1,33	2,24	1,82
1,62	1,23	1,81	1,47	2,68	2,18
2,03	1,65	1,54	1,25	1,87	1,52
3,59	2,92	1,12	0,91	1,40	1,09
4,17	3,39	1,56	1,27	2,16	1,76
1,83	1,49	1,38	1,12	1,45	1,18
2,39	1,94	1,36	1,11	2,08	1,69
1,90	1,55	1,47	1,20	2,52	2,05
1,20	0,976	1,53	1,24	2,38	1,94
2,07	1,68	1,47	1,20	2,05	1,67
1,57	1,29	—	—	2,45	1,99
2,13	1,73	—	—	2,17	1,77
Mittelwerte:		**1,51**	**1,23**.		

Nach erfolgter Korrektur ist es nun möglich zu entscheiden, wie weit die van 't Hoffsche Regel bei der Temperaturabhängigkeit der Ruderbewegung von T. zutrifft. In der Auslösungsphase schwanken die Werte zwischen 1,20 und 4,17. Hier kann schon der starken Zunahme der Koeffizienten wegen nicht von einem Zutreffen der Regel gesprochen werden. Waren in der optimalen Phase die Werte schon vor der Korrektur alle kleiner als 2, traf also schon da die Regel nicht zu, so sind jetzt die Werte erst recht klein geworden. 1,47 ist der größte, 0,91 der kleinste Koeffizient der optimalen Phase. Von einem Zutreffen der Regel innerhalb der Behaglichkeitsgrenzen, wie Kanitz sagt, kann hier keine Rede sein. Die optimale Phase zeichnet sich aber durch ein anderes Merkmal aus, das sie deutlich von den anderen Phasen unterscheidet, nämlich durch die große Konstanz der Koeffizienten, die alle um einen Mittelwert schwanken, der interessanterweise 1,23 be-

trägt, also genau gleichviel wie der Zähigkeitsfaktor der Ruderbewegung. Bevor ich mich über diese interessante Tatsache verbreite, noch ein paar wenige Worte über die Koeffizienten der schädigenden Phase. Auch hier finden sich nur zwei Werte, die größer sind als 2 und der Regel entsprechen könnten.

Wir kommen also zu dem Ergebnis, daß die R. G. T.-Regel in keinem Gebiet der Temperaturkurve der Ruderbewegungen von T. zutrifft, nicht einmal innerhalb der Behaglichkeitsgrenzen.

Nun zu dem eigenartigen Ergebnis, daß der absolute Wert des Temperaturkoeffizienten innerhalb der optimalen Phase mit dem Zähigkeitsfaktor der Ruderbewegung zusammenfällt. Ich glaube dieser Wert 1,23 ist nicht zufällig der Koeffizient der beiden Vorgänge. Wird ein Körper innerhalb einer Flüssigkeit bewegt, so erleidet er einen Widerstand der proportional ist der inneren Reibung der Flüssigkeit und proportional dem Quadrat der Geschwindigkeit, mit der der Körper durch die Flüssigkeit bewegt wird. Wird nun die Temperatur der Flüssigkeit erhöht, so wird die innere Reibung abnehmen. Proportional mit dieser Abnahme wird nun der Körper, sofern die gleiche Kraft ihn bewegt, seine Geschwindigkeit erhöhen. Die Erhöhung der Geschwindigkeit aber bedingt einen größeren Widerstand, infolgedessen wird die Beschleunigung, die der Körper durch die Abnahme der inneren Reibung erleidet nicht so groß sein, wie man aus der Abnahme der inneren Reibung allein schließen müßte. Das heißt nichts anderes als: Der Zähigkeitsfaktor irgendeiner Bewegung in einer Flüssigkeit wird immer kleiner sein als der Temperaturkoeffizient der Abnahme der inneren Reibung. Nun beträgt der Temperaturkoeffizient der Abnahme der innern Reibung des Wassers innerhalb 9 u. 16° C 1,33—1,30, der Zähigkeitsfaktor irgendeiner Bewegung muß kleiner sein. Ich habe ihn bei der Ruderbewegung zu 1,23 gefunden. Die chemischen Reaktionen im Innern des Tierkörpers spielen sich im festflüssigen System ab. Ihre Geschwindigkeit wird wesentlich davon abhängen, wie schnell die miteinander reagierenden Stoffe durch Diffusion z. B. nachgeliefert werden, d. h. wie groß die Zahl der in der Zeiteinheit zusammentreffenden Moleküle ist. Die Zahl der wahrscheinlichen Zusammenstöße — in unserem Fall gleichbedeutend mit der Reaktionsgeschwindigkeit — wird wesentlich davon abhängen, wie groß die Konzentration der reagierenden Stoffe und wie groß die innere Reibung im festflüssigen System ist. (Alle Bewegungen in Flüssigkeiten ändern bekanntlich ihre Größe in umgekehrtem Sinn wie die innere Reibung.) Da nun der Temperaturkoeffizient der Ruderbewegung von T. in der optimalen Phase gleich groß ist wie der Zähigkeitsfaktor der Bewegung in Wasser, so glaube ich, daß innerhalb der optimalen Phase die Verhältnisse im Körper von T. sich nicht wesentlich ändern, die Reaktionsgeschwindigkeit also nur von der Viskosität abhängig ist. Der Reibungswiderstand ist der »limiting factor«, der im Sinne Blackmans die Reaktionsgeschwindigkeit beherrscht. Das Zusammentreffen der reagierenden Moleküle ist der langsamste Vorgang, dessen Geschwindigkeit wir mit

der Geschwindigkeit der Ruderbewegung messen. Die ursprünglichen Werte der Temperaturkoeffizienten stellen dann nichts anderes dar (innerhalb der optimalen Phase) als das Quadrat des Zähigkeitsfaktors der Bewegung in Wasser bei konstantem Energieverbrauch; ihr Mittel beträgt 1,51 = $1{,}23^2$.

Beim Übergang in die schädigende Phase tritt, wie oben besprochen, eine starke Beschleunigung ein. Diese kann nur eine Folge davon sein, daß andere chemische Prozesse die Ruderbewegung beherrschen und sie mehr beschleunigen, als die Zunahme der Molekülbewegung betragen hätte. Der Stoffwechsel des Tieres erleidet eine durchgehende Änderung. Diese Änderung kann die Folge einer Anhäufung erregend wirkender Stoffe sein, die, weil die Atembewegung begrenzt ist, infolge ungenügender Oxydation entstehen und ihre Wirkung auf die nervösen Zentren ausüben.

Die eben gegebenen Darlegungen zeigen, wie wichtig es ist, bei der Betrachtung der Temperaturkoeffizienten tierischer Bewegungen auch den Einfluß der inneren Reibung zu berücksichtigen. Ich habe an mehreren Exemplaren von T. beobachtet, daß der Herzschlag genau gleich schnell verlief wie die Ruderbewegung; oder wo beide nicht die gleiche Frequenz aufwiesen, blieb doch das Verhältnis der beiden Frequenzen annähernd gleich bei hoher und tiefer Temperatur. Wurden die Tiere in Zuckerwasser oder Gelatinelösung gebracht, so verminderte sich die Frequenz der Ruderfüße, während die Bewegung des Herzens dieselbe blieb. Es ist also nicht irgendein nervöser Zusammenhang, der beide Organe so verbindet, daß ihre Frequenz dieselbe sein muß. Ist die Frequenz aber dieselbe oder bleibt nur das Verhältnis der Frequenzen einigermaßen konstant, so ist das ein Beweis dafür, daß auch beim Herzschlag die Viskosität dieselbe Rolle spielt wie bei der Ruderbewegung. Das wird aber nicht nur bei T. der Fall sein, sondern auch für den Herzschlag der andern Tiere gelten. Dann sind aber alle Temperaturkoeffizienten für den Herzschlag mit einem Fehler von der ungefähren Größe 1,23 behaftet. Denselben Fehler werden alle unkorrigierten Koeffizienten für die Bewegung irgendwelcher Ruderorgane aufweisen. Vielleicht werden bei Anbringung der Korrektur viele Koeffizienten aus dem Gültigkeitsbereich der R. G. T.-Regel herausrücken. Das wird um so weniger schade sein, als es dazu beitragen

dürfte, die Erkenntnis zu fördern, daß mit dem Konstatieren der Gültigkeit der Regel noch herzlich wenig gewonnen ist.

6. Die Fortpflanzung.

Es kann sich für mich nicht darum handeln, auf die Entwicklung von T. einzugehen. Ich möchte im vorliegenden Kapitel nur die Begattung, den Eintritt der Eier in das Eisäckchen, die Ausbildung der Eiform und das Ausschlüpfen der Nauplien in den Kreis meiner Betrachtungen einbeziehen und versuchen, die betreffenden Vorgänge einer mechanischen Analyse zu unterwerfen.

Bei Temperaturen, die der optimalen Phase entsprechen, erreicht T. in 2 bis 3 Wochen die Geschlechtsreife. Bei den Weibchen ist dieser Zustand leicht daran zu erkennen, daß die Ovidukte sich mit weißen, durch die Leibeswand durchscheinenden Eiern füllen. In Gefäßen, in denen Männchen und Weibchen beisammen gehalten werden, wird man nach Eintritt der Reife nur selten unbegattete Weibchen finden. Auch die Kopulation ist unter diesen Umständen nicht oft zu beobachten. Anders, wenn man die Tiere getrennt hält. In Einzelhaft legen die Weibchen nach spätestens 3 Tagen ihre Eier ab und müssen nun von neuem begattet werden, wenn die in den Ovidukten enthaltenen Eier in das Eisäckchen eindringen und dort ihre Weiterentwicklung durchmachen sollen.

Die Kopulation wird in derselben Weise vollzogen, die verschiedene Autoren für Branchipus beschrieben haben. Nachdem das Männchen einige Zeit hinter dem Weibchen hergeschwommen, eilt es plötzlich auf dasselbe zu, faßt von unten, also von der Dorsalseite, den Leib des Weibchens mit den hornigen Außenästen der 2. Antennen gerade vor dem Eisäckchen, legt die Innenäste in der Längsrichtung auf den Rücken des Weibchens und umklammert mit deren Enden eines der mittleren Beinpaare hart an der Ansatzstelle. Schon vor der Begattung sah ich oft Männchen ihre Antennen nach vorwärts ausstrecken und auch die rüsselförmig beweglichen Innenäste aufrollen. Nachdem das Männchen sich in der beschriebenen Weise am Rücken des Weibchens festgesetzt hat, biegt es seinen Körper ventralwärts und seitlich nach oben und führt das paarige Glied in die Öffnung des Eisäckchens ein. Nun läßt es das Weibchen mit den Antennen los und beide sinken auf den Boden des Gefäßes. Nach einiger Zeit wird das

Weibchen dadurch freigelassen, daß der Penis zurückgleitet. Nur selten sah ich das Weibchen sich gewaltsam des Männchens entledigen.

Nachdem die Begattung vollzogen ist, treten die Eier aus den beiden Eileitern in das Eisäckchen; letzteres schwillt an und stellt nun bis kurz vor der Eiablage ein rotglänzendes undurchsichtiges Bläschen dar. Je nach der Menge der in den Ovidukten vorhandenen Eier dauert es kürzere oder längere Zeit bis die Sphinkteren sich öffnen und die Eier von beiden Seiten zugleich in das Eisäckchen gleiten lassen. Die Zeit vom Anfassen des Weibchens bis zur Einführung des Penis beträgt im Mittel 23 Sek., die Dauer der Kopulation im engern Sinne 64 Sek. Nach beendigter Kopulation dauerte es im Mittel 7 Min., bis die Eier in das Eisäckchen eintraten, in einem Fall aber 56 Min. und in einem zweiten mehr als 12 Std. Im ersten Fall war die Zahl der Eier abnorm groß und die Ovidukte förmlich zu Taschen aufgetrieben, im zweiten Fall blieb auch die Schalenbildung aus, obwohl das Sekret der Schalendrüsen sich reichlich im Eisäckchen vorfand. Bei der Kopulation wird die Frequenz der Ruderfüße bedeutend erhöht, um in der nächsten halben Stunde wieder auf den normalen Wert zurückzukehren. So betrug die Frequenz bei einem Weibchen unmittelbar nach der Begattung 183, eine halbe Stunde nachher 152, bei einem zweiten 176 und 150. Die Frequenz zeigt überhaupt bei den Weibchen während der Fortpflanzungszeit große Schwankungen. Vor der Eiablage steigt sie wieder auf ähnliche Höhe wie bei der Begattung.

Im allgemeinen kann ich A. Brauers Angabe über Branchipus für T. bestätigen, wonach die Eier nur dann in das Eisäckchen eintreten, wenn die Weibchen begattet werden (20), und die andere, daß die Weibchen zugrunde gehen, wenn die Begattung ausbleibt. Ich habe zur Feststellung des Tatbestandes einige Versuche angestellt und Brauers Ansichten entsprechende Resultate erhalten. Nur in zwei Fällen traten die Eier auch ohne Begattung in das Eisäckchen ein.

Beim ersten dieser Weibchen geschah das, nachdem es 10 Tage lang isoliert gewesen war und bereits die Eileiter von den reifen Eiern zu unförmlichen Taschen aufgetrieben waren. Die Eiproduktion in den Ovarien war da-

durch zum Stillstand gekommen. Am 10. Tag befanden sich die Eier plötzlich im Eisäckchen und wurden 4 Tage darauf, nach der doppelten als normalen Zeit, abgelegt. 12 davon waren vollständig mit einer Schale bekleidet; diese wies aber nicht die normale Form auf, sondern sie war halbgerandet, eine Form, auf die ich später noch eingehen werde. Den übrigen Eiern und auch denen, die das Weibchen in der Folge noch ablegte, fehlte die Schale. Bald nach der Ablage zerfielen sie und ich konnte nichts mehr von ihnen finden. Am 16. Tage war das Eisäckchen wieder voll Eier, am 18. wieder leer, am 21. wieder gefüllt und am 23. wieder leer. Am 25. Tag starb das Weibchen. Ich versuchte die Eier auf dem normalen Weg durch Eintrocknen und Wiederbewässern zur Entwicklung zu bringen, ohne Erfolg. Bei der Öffnung der Eischalen fand sich außer einer häutigen zusammengefallenen Masse kein Inhalt. Diese Haut entspricht dem Chorion, das unter normalen Umständen sofort nach der Befruchtung gebildet wird.

Ähnliches beobachtete ich bei einem 2. Weibchen. 6 Tage nach erlangter Geschlechtsreife füllte sich das Eisäckchen mit Eiern. 3 Tage nachher war es leer. Von Eiern konnte ich jedoch in dem Versuchsgefäße keine Spur entdecken. Sie waren wahrscheinlich zerfallen, weil sie keine Schale besessen hatten.

In den beiden angeführten Fällen kam also der Eintritt der Eier in das Eisäckchen ohne Kopula zustande. Unter normalen Verhältnissen wird bei der Kopulation ein Reiz ausgeübt, der die Sphinkteren, welche die Ovidukte gegen das Eisäckchen abschließen, veranlaßt, sich zu öffnen. Bei den beiden Weibchen war vielleicht die enorme Füllung der Ovidukte mit Eiern die Ursache des Eintritts in das Eisäckchen. Unaufgeklärt bleibt nur die Tatsache, daß im einen Fall ein Teil der Eier mit einer Schale versehen wurde, und wenigstens diese Schale zu finden war, während im andern Fall offenbar die Schalenbildung trotz der Bildung von Schalensekret unterblieb; denn hätte sie stattgefunden, so wäre doch eine Spur von einer Schale zu finden gewesen.

Noch in einem andern Fall beobachtete ich das Eintreten der Eier in das Eisäckchen und die Absonderung von Schalensekret, ohne daß die Eier eine Hülle erhalten hätten. Am 5. April 1916 erhielt ich aus Berlin eine Sendung lebender Chirocephalus Grubei. Leider waren von den 100 erhaltenen Exemplaren bei der Ankunft in Basel nur noch 2 Männchen am Leben. Von diesen starb das eine bald darauf. Zum andern brachte ich 2 Weibchen von T., die ich am selben Tag in Eichen gefangen hatte, in der Hoffnung, das Männchen vollziehe die Begattung. Die beiden Weibchen hatten auf dem Transport ihre Eier abgelegt. Nach etwa 3 Std. waren beide Weibchen begattet, wenigstens waren die Eier in das Eisäckchen eingetreten. Ich habe keinen Grund anzunehmen, daß das nicht die Folge einer Kopulation gewesen sei. 3 Tage nachher hatten die Weibchen noch keine Eier abgelegt, ein Weibchen war in der Nacht vom 2. auf den 3. Tag gestorben, das andere nicht mehr weit von seinem Ende. Dieses letztere konservierte ich und untersuchte es später. Beim Eröffnen des Eisäckchens fand ich die Eier von dem nun geronnenen Schalensekret eingehüllt, aber keins von den Eiern wies eine Schale auf. Die Untersuchung von Schnitten zeigte, daß eine Dotterhaut gebildet war. Von einer Furchung konnte ich nichts erkennen, ja nicht einmal Kerne waren zu finden. Die Form der Eier war infolge von Schrumpfung nicht mehr

rund. Wahrscheinlich ist zur Bildung der Eischale auch eine Betätigung der Eier nötig. Vielleicht sondern sie einen Stoff ab, der mit dem Schalensekret eine feste Verbindung eingeht, oder doch dessen Erstarrung an der Oberfläche des Eis bewirkt. Hier scheinen die Eier nicht viel länger als bis zur Bildung der Dotterhaut gelebt oder doch normalen Stoffwechsel gehabt zu haben. Darum trat keine Schalenbildung ein.

Ähnlich dürften die Verhältnisse bei dem 2. Weibchen gewesen sein, das, ohne begattet zu sein, ein gefülltes Eisäckchen aufwies. Wesentlich komplizierter ist aber der Fall des ersten Weibchens. Die Bildung einer Dotterhaut setzt unter normalen Umständen unmittelbar nach der Befruchtung, d. h. nach dem Eindringen des Spermatozoons ein. Hier aber wurde ohne Begattung nicht nur eine Dotterhaut, sondern sogar eine Eischale gebildet in einer Form, die ich auch bei normal entstandenen Eiern antraf und die dort lebenskräftige Tiere enthielt. Sollten etwa die 12 Eier, die ich bei diesem Weibchen erhielt, doch befruchtet gewesen sein von Samen, der von einer früheren Begattung 10 Tage lang am Leben geblieben war?

Brauer redet am angeführten Ort davon, daß Weibchen, die nicht befruchtet werden, nicht länger als 7 Tage am Leben bleiben könnten. Bei T. ist das nicht der Fall. Oft hielt ich Weibchen mehr als eine Woche lang getrennt von den Männchen, ohne daß sie dabei zugrunde gegangen wären. Ein Weibchen hielt in diesem Zustand mehr als 3 Wochen aus und wurde nachher erfolgreich zur Begattung zugelassen. Nach dem Austritt der Eier, die sich allmählich in Menge in den Oviducten angehäuft hatten, blieben diese als weit ausgebuchtete Taschen lange Zeit sichtbar, so daß ich das betreffende Weibchen jederzeit mit bloßem Auge aus der Schar seiner Genossinnen erkennen konnte. Immerhin ist dies ein Ausnahmefall, länger als 2 Wochen dürften reife Weibchen ohne Begattung gewöhnlich nicht am Leben bleiben.

Normalerweise verweilen die Eier 48 Std. im Eisäckchen und werden dann alle miteinander abgelegt. Häufig konnte ich die Ablage bei narkotisierten Weibchen beobachten. Die Eier gleiten wie eine Geldrolle aus der Öffnung des Eisäckchens heraus. Allgemein werden die meisten Eier tags abgelegt. Zur Feststellung der Verhältnisse unternahm ich folgenden Versuch: 19 Weibchen wurden, die einen je eine Nacht lang, die andern je einen Tag lang in kleinen Gefäßen einzeln gehalten. Je am Abend und Morgen kontrollierte ich die Gefäße und fand folgendes: Von den 19 Weibchen legten 4 am Tage Eier, eins in der Zeit zwischen 9 Uhr abends und 10 Uhr morgens 1 Ei, die übrigen legten keine Eier. Im ganzen

wurden 55 Eier abgelegt; davon entfielen auf den Tag 54, auf die Nacht 1. Der Grund dieser einseitigen Verteilung der Eiablage ist nicht in einer Beeinflussung des Ablagevorganges durch das Licht zu suchen, sondern in einer Beeinflussung des Kopulationsaktes. Dieser findet nur am Tage statt, und da die Eier 48 Std. im Eisäckchen verweilen, fällt die Ablage naturgemäß auf den Tag.

Die Weibchen legen ihre Eier meist am Boden des Gefäßes ab. Nur selten sah ich Weibchen, die schwimmend sich ihrer Eier entledigten. Solche Weibchen waren fast immer noch sehr jung und hatten nur wenige Eier. Bei der Ablage wird gewöhnlich das Abdomen auf und abwärts bewegt und der ganze Körper macht diese Bewegungen in Form schlangenartiger Wendungen mit. Über die Zahl der Eier ist bereits im Kapitel »Allgemeines« das Nötige gesagt worden.

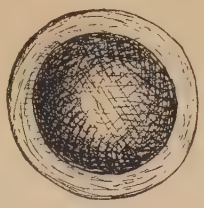


Fig. 7.
Normales Ei.

Fig. 8.
Elliptisches Ei.

Die Gestalt der Eier ist linsenförmig mit etwas abgeflachtem Rand (Fig. 7). Der Rand erscheint etwas heller als der mittlere Teil, was wohl davon herrührt, daß er nur einen wenig ausgedehnten Hohlraum einschließt. Seine Breite ist größer bei Eiern von großem Durchmesser. Bei Eiern, deren Durchmesser weniger als 0,351 mm beträgt, fehlt gewöhnlich der Rand. Solche Eier haben die Form von Rotationsellipsoiden oder sind kugelig (Fig. 8 u. 10). Sie sind als nicht normale Bildungen anzusprechen. Der Durchmesser der normalen Eier schwankt zwischen 0,35 und 0,48 mm. Gelegentlich traf ich auch Eier an, die von diesen Maßen abwichen. Solche sind aber äußerst selten. Das Gewicht der trockenen Eier habe ich zusammen mit Herrn cand. phil. H. Krummenacher aus Basel, dem ich auch hier meinen Dank ausspreche, zu 0,0000075 g bestimmt. (Fehlermaximum 1,3%.) Wir gelangten zu dieser Zahl durch Wägung von 450 trockenen Eiern, die vorher mittelst eines Pinsels unter dem Binokularmikroskop von der anhaftenden Erde gereinigt worden waren.

Die Gestalt der Eier scheint mir in biologischer Beziehung wichtig zu sein. In erster Linie wird durch die flächenhafte Ausbildung der Schale der Transport durch den Wind erleichtert, indem die Verbreiterung den Formwiderstand erhöht. Sodann bedingt die Form die Lage der im Wasser oder in der Luft fallenden Eier. Sie fallen immer mit der Kante voran. Hierdurch wird das Eindringen in Spalten und Ritzen des Bodens erleichtert. Dies ist um so wichtiger als trockene Eier, wenn sie mit Wasser übergossen werden, obenauf schwimmen und nicht zur Entwicklung gelangen. Nur wenn sie in Ritzen und Spalten unter Wasser festgehalten werden, entwickeln sie sich weiter.

Die in den Eileitern befindlichen Eier sind kugelig, die mit Schale versehenen linsenförmig. Es erhebt sich die Frage, wie die Linsenform zustande komme. Es ist nicht anzunehmen, daß die Schalensubstanz sich auf den Eiern nicht gleichmäßig (d. h. pro Flächeneinheit auf allen Teilen der Oberfläche gleichviel) absetzt. Dann muß aber die Linsenform die Form sein, die das Ei vor der Schalenbildung angenommen hat, oder die Schale flacht sich während der Bildung oder nachträglich ab. Untersucht man Weibchen einen Tag nach der Begattung, so sind die Schalen bereits gebildet. Auch die Abflachung ist schon vollzogen. 12 Std. jedoch nach der Kopula gelingt es, Eier zu finden, die bereits die Furchung durchgemacht haben und von einer ganz dünnen, noch vollkommen runden Schale überzogen sind. Die Abplattung vollzieht sich also, nachdem mindestens schon ein Teil des Schalenmaterials sich auf den Eiern niedergeschlagen hat.

Über die Mechanik der Schalenbildung geben uns abnorme Eier einigen Aufschluß. Die linsenförmige Gestalt der Eier hat große Ähnlichkeit mit Formen, die in der Technik dann gefunden werden, wenn Hohlkugeln einem übergroßen Außendruck ausgesetzt werden und, zu schwach diesen zu tragen, in sich selbst zusammensinken. Nun hatte ich in dem im Eichener See gesammelten Material Eier gefunden, die keinen Rand aufwiesen sondern kugelig waren. Solche Eier aber hatten immer einen abnorm kleinen Durchmesser. Sie waren in meinem Material nur selten zu finden. Ihre Häufigkeit betrug nur 3 auf 1873 normale, d. h. 1,6‰. Bekanntlich

gilt für Hohlkörper mit gebogener Oberfläche das Gesetz, daß je kleiner der Durchmesser bei sonst gleichen Bedingungen ist, um so größeren Außendruck der Körper auszuhalten vermag, ohne eine Deformation zu erleiden. So fand ich (64) für die Berechnung des zulässigen Außendrucks für Hohlkugeln mit dünner Wandung die Formel:

$$s = \frac{r \cdot p}{2\,k},$$

worin s die Wandstärke, r den äußern Radius, p den Außendruck und k die zulässige Spannung (Festigkeit) des Materials bedeutet. Daraus läßt sich leicht ersehen, welche Beziehung zwischen dem Radius und dem Außendruck besteht. Wird nämlich der Außendruck p größer, so kann die Hohlkugel ihm nur dann genügend Widerstand leisten, wenn entweder die Wandstärke s erhöht oder der Radius r kleiner wird.

Läßt sich nun im Fall von T. eine Verkleinerung der Eier erzielen, so muß, falls die Abplattung tatsächlich durch einen Außendruck bewirkt wird, bei genügend verkleinertem Radius das Ei dem Außendruck soviel Widerstand entgegensetzen, daß es nicht deformiert wird. Gelingt es also, die Abplattung durch eine Verkleinerung der Eier zu verhindern, so ist das ein Beweis dafür, daß tatsächlich ein Außendruck die Ursache der Abplattung ist. Das Vorkommen von kleinen runden Eiern spricht für die Existenz dieses Außendrucks. Zur Lösung der Frage unternahm ich folgenden Versuch.

Versuch. In zwei Gefäßen brachte ich je eine ungefähr gleiche Anzahl Tiere aus dem Eichener See unter. Die einen fütterte ich gar nicht, den andern gab ich nur ganz wenig zu fressen. Nach einigen Tagen kontrollierte ich die abgelegten Eier und fand:

Ungefütterte:

	Runde 14%	Normale Eier 86%
Durchmesser	263	368
	267	381
	270	420
	288	426
	293	435
	351	443
	—	493
Mittel	289	424

Gefütterte:

	Runde 4,2%	Normale Eier 95,8%
Durchmesser	240	375
	285	390
	292	412
	300	414
	315	420
	—	420
	—	443
	—	462
	—	470
Mittel	286	428

Es gelingt also tatsächlich, durch Nahrungsentzug den Durchmesser der Eier zu verkleinern und damit die Abplattung zu verhindern. Der Prozentsatz der runden Eier nimmt zu, entsprechend der Verkleinerung der Nahrungsmenge.

Ein weiterer Versuch ergab ein ähnliches Resultat: bei Hunger 9% runde Eier, bei Fütterung keine runden.

Die Abplattung der Eier geschieht während der Schalenbildung. Wahrscheinlich bedingt ein osmotischer Druck den Vorgang. Dieser osmotische Druck, ich kann mir sonst keinen andern gleichmäßig auf die Eier wirkenden Druck denken, muß durch Konzentrationsunterschiede zwischen dem Eiinhalt und seiner Umgebung hervorgerufen sein. Vielleicht sondern die Schalendrüsen zugleich mit dem Schalensekret Stoffe ab, die osmotisch wirken. Ferner müssen zur Verwirklichung der Druckunterschiede semipermeable Membranen vorhanden sein. Als solche kommen die Dotterhaut und die zum Teil schon gebildete Eischale in Betracht. Vielleicht gelingt es spätern Untersuchern tiefer in die Mechanik der Schalenbildung einzudringen. Der osmotische Druck im Ei und außerhalb desselben müßte vielleicht mit der Gefrierpunktsmethode oder mit der Methode von Hamburger (53) gemessen werden.

Zur Verdeutlichung der eben beschriebenen Vorgänge seien noch einige Figuren angeführt.

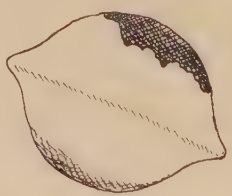


Fig. 9.
Ei bei Beginn der Abplattung.

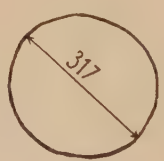


Fig. 10.
Rundes Ei.

Fig. 9 stellt ein Ei dar, wie es sich etwa 17 Stunden nach der Begattung im Uterus eines Weibchens vorfand. Von der dünnen Schale ist der größte Teil abgelöst. Der Weichteil zeigt die Form der beginnenden Kompression.

Fig. 10 stellt ein rundes Ei dar.

Neben den runden Eiern fanden sich noch andere unregelmäßige Formen. Bei Weibchen, die viel Eier in ihrem Uterus (Eisäckchen) tragen, platten sich die Eier manchmal gegenseitig ab, so daß Formen entstehen, wie Fig. 11 sie zeigt. Die Kanten

Fig. 11 a.
Unregelmäßig eingedrücktes Ei.

Fig. 11 b.
Tetraederförmiges Ei.

solcher unregelmäßig gestalteter Eier sehen ähnlich aus wie der Rand der normalen Eier.

Vielfach sah ich auch Eier, die, wie Fig. 12 zeigt, nur auf der einen Seite den normal ausgebildeten Rand aufwiesen. Fast immer

Fig. 12.
Ei mit nur halb ausgebildetem Rand.

Fig. 13.
Meniskusähnliches Ei.

waren es Exemplare, die in bezug auf ihre Größe eine Mittelstellung zwischen den normalen und den runden einnahmen. Es ist anzunehmen, daß sie gerade noch groß genug waren, um durch die Kompression eine Formänderung zu erleiden. Nachdem aber der halbe Rand ausgebildet und dadurch der noch übrige Raum verkleinert war, konnte das Gewölbe dem Außendruck standhalten, und die weitere Ausbildung des Randes unterblieb. Solche Eier lieferten mir regelmäßig normale Tiere, die andern unregelmäßig gestalteten nur zum Teil.

In einigen Fällen war die Kompression so weit gediehen, daß die eine Seite der Schale ganz zu einer Mulde eingedrückt war und die Eier, wie Fig. 13 zeigt, Meniskenform annahmen.

Solange die Eier sich im Eisäckchen befinden, werden sie in ständiger Bewegung erhalten. Dadurch wird eine gleichmäßige Verteilung des Schalensekrets erreicht. Vor der Ablage erhalten die Eier noch eine zweite gallertige Hülle.

Nach Brauer (20) werden die Eier von Branchipus abgelegt, nachdem die Entodermbildung beendet ist. Wieweit die Entwicklung der Eier von T. fortgeschritten ist, wenn die Ablage erfolgt, kann ich nicht genau angeben; aber soviel ist sicher, daß die Eier nach der Ablage noch einen vollen Monat gebrauchen, um befähigt zu werden, nach dem Austrocknen und Wiederbewässern die jungen Tiere ausschlüpfen zu lassen. Diese Tatsache geht aus Versuchen hervor, die ich in folgender Weise anstellte.

Eier, deren Ablagetag ich kannte, ließ ich verschiedene Zeit lang bei optimaler Temperatur im Wasser liegen, trocknete sie und übergoß sie nach genügend langer Zeit mit Wasser unter Beachtung der im Kapitel Züchtung angegebenen Vorsichtsmaßregeln. Dabei entwickelten sich nur Eier, die nach der Ablage mindestens 30 Tage im Wasser gelegen hatten.

Die Versuchsresultate sind in Tabelle 40 im Auszug dargestellt.

Tabelle 40.

Unter Wasser Tage	Anzahl der Eier	Anzahl der Nauplien	%
20	28	—	—
22	37	—	—
25	132	—	—
27½	52	—	—
30	213	7	3,4
32	165	7	4,2
36	169	10	5,9
40	57	34	59,6
48	96	68	70,8

Bei einem andern Versuch trocknete und bewässerte ich Eier, die 30 Tage unter Wasser gelegen hatten. Zunächst entschlüpfen ihnen keine Nauplien. Erst nach 4tägigem Verweilen unter Wasser kamen einige Tiere zum Vorschein. Einige Eier öffneten sich zwar, aber die in ihnen enthaltenen Tiere hatten noch unvollkommen ausgebildete Gliedmaßen, indem die Beborstung fehlte und z. B. die beiden Äste der Ruderantennen nur durch lappige Auswüchse eines Hauptstammes angedeutet waren.

Der Prozentsatz 70,8 dürfte wohl ziemlich das Maximum darstellen, das unter künstlichen Bedingungen zu erreichen ist. Demnach könnte als Norm eine Wässerungsdauer von etwa 48 Tagen angesehen werden. Werden nach so langer Zeit die Eier getrocknet, so kann man mit Sicherheit darauf zählen, Nauplien zu erhalten.

Die Unkenntnis dieses notwendigen Aufenthalts im Wasser ist gewiß daran schuld gewesen, daß Buchholz (26) vergeblich versuchte die Eier des von ihm beschriebenen Chirocephalus (Branchipus) Grubei von Dyb. zur Entwicklung zu bringen. Er schreibt: »Trotz vieler Mühe gelang es mir nicht, die Eier zur Entwicklung zu bringen. Weder diejenigen, welche monatelang in Wasser aufbewahrt wurden, noch solche, welche zuvor in trockener Erde aufbewahrt und dann in Wasser getan wurden, zeigten irgendeine Weiterentwicklung.« Es ist eben beides nötig, nicht nur das Aufbewahren in Wasser, sondern auch nachher das Austrocknen. Ohne Austrocknen gibt es auch bei T. keine Weiterentwicklung. Ich habe Eier von T. 13 Monate lang unter Wasser aufbewahrt ohne auch nur ein Zeichen einer Entwicklung zu sehen. In dieser Beziehung verhält sich T. anders als Branchipus diaphanus, von dem Abonyi (1) schreibt, daß seine Eier sich nach einem Aufenthalt in Wasser von 4—7 Monaten ohne Austrocknung entwickeln.

Die Dauer der Austrocknung, die nötig ist, um die Entwicklung der Eier von T. zu veranlassen, ist sehr beschränkt. Es genügt, wenn die Eier einmal richtig trocken waren, so daß die Schale eine hellbraune Farbe annimmt. So erhielt ich Nauplien aus Eiern, die nur einen halben Tag bei Zimmertemperatur auf Filtrierpapier gelegen hatten. Eine Trocknungsdauer von 4 Tagen genügt immer.

Allzulange Trockenzeit schadet den Eiern. Eier, die 3 Monate lang vollkommen trocken aufbewahrt worden waren, lieferten keine Nauplien mehr.

Der Austrocknungsprozeß bedingt eine Formänderung der Eier, die darin besteht, daß im Verhältnis zum Durchmesser die Dicke bedeutend abnimmt. Die frisch abgelegten Eier sind außer mit der hornigen Schale noch mit einer gallertigen Hülle bekleidet. Diese geht zwar beim Aufenthalt im Wasser allmählich zugrunde,

ihre Reste aber haften der Schale noch an und es ist auch anzunehmen, daß die Schale selbst von dieser Gallertmasse durchdrungen ist. Beim Eintrocknen wird die Gallertmasse aus dem Innern des Eis ständig Wasser aufnehmen, und imbibieren nach außen solches durch Verdunstung abgeben. Dadurch wird das Volumen verkleinert und die Schale muß von Adhäsion und Luftdruck beeinflußt nachfolgen. Außerdem dürfte sich die Schale selbst infolge der Austrocknung zusammenziehen. Tabelle 41 gibt einige Beispiele für die Veränderung der Eier beim Eintrocknen. Die Durchmesser und Dicken sind in 1000stel mm angegeben.

Tabelle 41. Dimensionen der Eier.

Naß:		Trocken:	
Dm.	Dicke	Dm.	Dicke
390	225	390	150
420	225	390	202
457	247	465!	165
425	247	—	—
415	210	382	210
427	262	435!	165
412	247	405	120
420	262	431!	142
450	255	428	145
375	225	390!	147
375	240	375	150
375	232	375	140
405	240	400	142
435	247	445!	150
457	245	439	130
390	255	405!	165
435	232	454!	210
415	255	405	135
484	300	495!	180
465	240	452	—
421,4	244,3	414,2	158,7

Aus den angegebenen Mittelwerten berechnet sich eine Abnahme der Durchmesser von nicht einmal 2% und eine Abnahme der Dicken von etwa 30%. In den mit ! bezeichneten Fällen nahm der Durchmesser beim Trocknen zu.

Bei abnorm gestalteten Eiern geht die Volumabnahme nicht in dieser einfachen Weise vor sich. Runde Eier erhalten z. B.

durch das Eintrocknen Eindellungen und Furchungen, wie Fig. 14 zeigt.

Nachdem die Eintrocknung zu dieser Verminderung des Gesamtvolumens der Eier geführt hat, macht sie indessen nicht halt. Der Eiinhalt gibt vielmehr noch fortgesetzt Wasser an die Atmosphäre ab und wird dadurch kleiner. Die Schale folgt ihm nicht mehr nach; denn durch den Wasserverlust ist sie selbst spröde

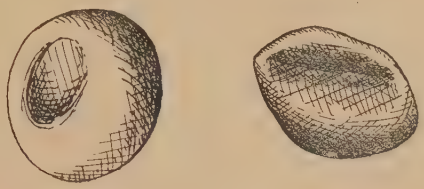


Fig. 14.
Durch die Austrocknung deformierte runde Eier.

geworden. Sie trocknet vielmehr immer völliger und wird dadurch luftdurchlässig. Der Eiinhalt liegt nun der einen Schalenhälfte an, während zwischen ihm und der andern Schalenhälfte ein Luftraum entstanden ist.

Durch die Formveränderung und das völlige Eintrocknen wird auch die Struktur des Schalenrandes verändert. An einzelnen Eiern kann man nach dem Trocknen am Rande eine Lockerung der Schalensubstanz wahrnehmen. Bei der Kompression im mütterlichen Uterus und bei der späteren Formveränderung ist der Schalenrand und zwar gerade der Streifen, der die äußerste Kante bildet, am meisten der mechanischen Beanspruchung ausgesetzt. Der Rand wird immer stärker zusammengebogen. Die Biegstelle erleidet eine Zerrung wie ein Stück Blech, das in einem spitzen Winkel gebogen wird. Ihre Struktur wird gestört. Kein Wunder, daß dann gerade an dieser Stelle das Ei bei der Bewässerung aufspringt.

Über die biologische Bedeutung des Eintrocknungsprozesses sind wir insofern im klaren, als wohl alle Autoren darin eine Anpassung an das Austrocknen der Gewässer erblicken. Es ist aber nicht nur die Fähigkeit allein, das Austrocknen zu überdauern, welche als Anpassung an die Periodizität der Tümpel aufgefaßt werden

muß, sondern die Unmöglichkeit der Weiterentwicklung ohne Austrocknungsprozeß ist für die Erhaltung der Art ebenso wichtig. Denn angenommen, die Eier von T. würden sich, wie diejenigen von Branchipus diaphanus, nach viermonatlicher Ruheperiode weiterentwickeln, so würde diese Entwicklung bei vielen gerade in die Zeit des Verschwindens des Eichener Sees fallen. Die neue Generation müßte unweigerlich zugrunde gehen. Die Austrocknungsfähigkeit allein stellt also nur einen ungenügenden Schutz dar, nur wenn sie zusammenfällt mit dem Austrocknungszwang kann sie die Spezies über die Unbilden der Trockenperiode hinüberretten. Wir werden nicht fehlgehen, wenn wir dem Selektionsprinzip eine wichtige Rolle bei der Entstehung der Austrocknungsfähigkeit und des Austrocknungszwanges zuschreiben.

Nach Laloy (75) sollen die Organismen, welche imstande sind, Kälte oder Trockenheit zu überdauern, dadurch vor dem Absterben geschützt sein, daß »das Verbindungswasser zähe am Protoplasma haftet, so daß es auch bei einem hohen Grad von Kälte oder Trockenheit nicht entfernt werden kann.« Damit sollen die chemischen Eigenschaften des Plasmas erhalten bleiben. Andererseits ist aber gerade der Verlust alles bloß imbibierten Wassers sicher ein wesentliches Mittel, die mit der Trockenheit meist nebenhergehende Wärme leichter zu ertragen. Die Steigerung der Lebensprozesse durch die Wärme wird sicher dadurch sehr vermindert, daß dem eingetrockneten Organismus fast alles Wasser fehlt, die chemischen Reaktionen sich also sozusagen zwischen trockenen Stoffen abspielen. Der Wert des Wasserverlustes für die Erhaltung des Lebens geht deutlich aus Versuchen hervor, die ich unternahm, um die Lebensdauer der Eier bei höherer Temperatur festzustellen.

Ich brachte sowohl trockene Eier samt der sie umgebenden Erde, als auch nasse Eier, das heißt solche, die mit Erde und Wasser zu einem Brei angerührt worden waren, in einen Thermostaten. Von Zeit zu Zeit nahm ich Proben des Versuchsmaterials und übergoß sie in Kulturgefäßen mit Wasser. Dabei erhielt ich nur in einem Teil der Gefäße junge Tiere, und es ließ sich die Zeit bestimmen, während der die Tiere am Leben geblieben waren. Die Temperatur wurde möglichst regelmäßig abgelesen und aus den Ablesungen das Mittel für jede Probe berechnet. Für trockene Eier konnte ich keine Grenze der Lebensdauer feststellen. Ich erhielt noch Tiere aus einer Probe, die 190 Std.

einer Temperatur von 70° ausgesetzt war. Für nasse Eier dagegen betrug die Lebensdauer bei 38,4° 12 Std., bei 45° 10 Std.

Daraus berechne ich einen Temperaturkoeffizienten für die Lebensdauer von der Größe $Q_{10} = 0{,}75$.

Mittelst dieses Koeffizienten läßt sich ungefähr die Lebensdauer der nassen Eier bei 70° berechnen. Sie beträgt vier und eine halbe Stunde. Die Lebensdauer der trockenen Eier bei 70° ist also mindestens 40mal größer als die der nassen Eier bei derselben Temperatur.

Loeb (83) hat als Temperaturkoeffizienten der Lebensdauer die Koeffizienten angegeben, die man erhalten würde, wenn man nicht die Lebensdauer selbst, sondern die Geschwindigkeit des Lebensablaufs oder die Tötungszeit in Betracht zöge, also Koeffizienten, denen der reziproke Wert des oben angegebenen entsprechen würde. Der reziproke Wert von 0,75 ist 1,3333.

Im Vergleich mit den Loebschen Koeffizienten (70, 83) erscheint dieser Wert außerordentlich klein, führt doch Loeb Koeffizienten an, die 1000 und mehr betragen. Loebs Koeffizienten sind aber alle bei Temperaturen bestimmt, denen die untersuchten Tiere im Freileben nie ausgesetzt sind. Temperaturen von 45° sind dagegen auch in unsern Breiten im lehmigen Boden nichts Ungewöhnliches. Ich wundere mich darum nicht, daß der Koeffizient der Lebensdauer von T. von den Loebschen Zahlen so ganz abweicht.

Chappuis hat (28) für Viguierella folgende Lebensdauer angegeben: 18°: 74 Tage, 26°: 38 Tage. Daraus berechnet sich ein Temperaturkoeffizient von 2,26, also wieder ein Wert, der den Loebschen Anschauungen nicht entspricht. Ich halte es für sehr gewagt, wenn Loeb an seine hohen Temperaturkoeffizienten ökologische Berechnungen über die Dichte der Meeresbewohner anknüpft. Versuche man es einmal, die Temperaturkoeffizienten der Lebensdauer bei normalen Temperaturen zu messen und baue man nicht Spekulationen auf Werte auf, die zwar für die Biochemie neu sein mögen, in der Ökologie aber keine Rolle zu spielen haben.

Den Austrocknungsprozeß, den die Eier von T. durchmachen müssen, möchte ich mit der Ruheperiode vergleichen, ohne die viele Pflanzensamen, Knospen usw. nicht zur Entwicklung gelangen. Hier wie dort muß eine Ruhe-

periode eingeschaltet werden. Ich werde später noch Gelegenheit haben, noch auf eine andere Analogie zwischen den Eiern von T. und den Pflanzensamen hinzuweisen.

Es ist bekannt, daß der osmotische Druck beim Ausschlüpfen der Branchiopoden eine große Rolle spielt, indem er das Öffnen der Eischale und das Aufplatzen der Embryonalhülle bewirkt. Ich verweise nur auf die Arbeiten von Abonyi, Breckner, Ostroumoff (1, 2, 4, 24, 37)[1]). Für falsch hingegen halte ich die Ansicht Breckners, daß durch den Austrocknungsprozeß in den Eiern von Branchipus ein im Vergleich zur Umgebung erhöhter osmotischer Druck hervorgebracht werde.

Breckner schreibt: »Es ist hiernach das den Beginn der Entwicklung auslösende Moment nur der geringe osmotische Druck des umgebenden Mittels, der in einem Fall (Artemia) einfach durch Verdünnen der Salzlösung erreicht wird, im andern Fall (Branchipus), wo dies nicht möglich, auf dem Umwege, daß das Ei austrocknet und der osmotische Druck im Ei erhöht wird.«

Ich gebe zu, daß beim Eintrocknen einer Flüssigkeit, in unserm Fall der Flüssigkeit mit der das Ei durchtränkt ist, die Konzentration und damit der osmotische Druck erhöht wird. Anderseits muß ich aber betonen, daß, wenn nachträglich die Flüssigkeit wieder auf das vorherige Volumen gebracht wird, dann in der Flüssigkeit, dem Ei, derselbe osmotische Druck herrschen muß, der vor dem Eintrocknen schon bestanden hat. Ich habe schon oben von der Volumverminderung gesprochen, die die Eier bei der Eintrocknung erleiden. Diese Volumverminderung wird, wenn die Eier mit Wasser übergossen werden, dadurch vollkommen wieder aufgehoben, daß sowohl der Eiinhalt als auch die Schale sich mit Wasser vollsaugen. Im Gegenteil, der Eiinhalt vergrößert sich so, daß er die Schale sogar auseinander sprengt. Dieser vergrößerte Eiinhalt hat gewiß nicht einen größeren osmotischen

1) Ich möchte es mir für eine spätere Arbeit vorbehalten, die Frage zu prüfen, ob neben dem osmotischen Druck auch ein Quellungsdruck beim Öffnen der Eier von T. mitwirkt. Vorläufig sprechen meine Beobachtungen noch gegen eine solche Annahme.

Druck als vorher, da er bei der Ablage des Eis oder überhaupt vor dem Eintrocknen ja ein kleineres Volumen besaß. Es ist auch nicht denkbar, daß durch das Eintrocknen das wenige den Eiern noch anhaftende Wasser eine solche Konzentrationssteigerung erfahren habe, daß ein Eindringen von Salzen in das Ei hinein stattgefunden hätte und so der osmotische Druck im Innern des Eis erhöht worden wäre. Nein, der im Vergleich zur Außenwelt erhöhte osmotische Druck muß wenigstens bei T. ganz anders woher stammen, nämlich aus einer Volumverminderung, die nachher nicht wieder rückgängig gemacht wird. Diese Volumverminderung ist diejenige, die im Eisäckchen stattfindet und die, wie ich glaube, die Folge des osmotischen Einflusses eines Drüsensekrets ist. Wir hätten somit sowohl für die Eier von T., wie für die Eier von Artemia den gleichen Vorgang. Beide kommen aus einer Lösung von höherer Konzentration, also höherem osmotischem Druck (Uterusflüssigkeit, Salinenwasser), in eine Lösung von verminderter Konzentration (Süßwasser, verdünnte Sole). Der einzige Unterschied ist nur der, daß die Eier von Artemia in der verdünnten Lösung sich sofort öffnen, während diejenigen von T. noch eine Trockenperiode zu überdauern haben. Diese Trockenperiode muß wahrscheinlich dazu dienen, die Eischale für die Sprengung vorzubereiten und zugleich das Ruhestadium zu ersetzen, das die Eier von Artemia in der konzentrierten Sole durchmachen. Die Versuche Abonyis (2), Branchipuseier durch Behandlung mit Salzwasser zur Entwicklung zu bringen, können meine Auffassung nicht ändern, da wir ja nicht wissen, in welcher Weise das Salzwasser nachträglich auf die Eier von B. einwirkt. Zuerst wäre die Einwirkung der Salzlösung auf die Eier von B. u. A. zu studieren, und dann könnte die Rolle des Eintrocknens mit derjenigen der Behandlung mit Salzwasser verglichen werden. Ich werde später Gelegenheit haben, auf die Einwirkung der Salzlösung auf die Eier von T., B. und A. noch einmal einzugehen, und möchte jetzt zuerst zur Beschreibung und Analyse des Ausschlüpfens schreiten.

Zunächst sei die Tatsache erwähnt, daß durch Übergießen der Eier mit reinem Wasser (auch Leitungswasser) ohne Zusatz von

Erde keine Nauplien erhalten werden. Ich habe dieses Faktum bei meinen Kulturen oft zu beobachten Gelegenheit gehabt. Eigentliche Versuche zu seiner Erklärung habe ich aber nicht unternommen. Man könnte an eine Giftigkeit des destillierten Wassers denken. Eine solche ist ja tatsächlich nachgewiesen und beruht wohl auf einem Gehalt an kolloidalem Metall, das den Destillierapparaten entstammt. Das Leitungswasser hingegen darf nicht als giftig angesprochen werden. Bringt man nämlich die ausgeschlüpften Tiere in Leitungswasser, so halten sie sich dort ebensogut wie in Fluß- oder Aquarienwasser.

Es ist nun nicht uninteressant, zu vernehmen, daß Alfred Fischer (38) seinerzeit das gleiche Phänomen für die Samen der Wasserpflanzen nachgewiesen hat. Fischer stellte auf Grund seiner Versuche eine Theorie auf, wonach die im Teichwasser enthaltenen H- und OH-Ionen, dank ihrer geringen Größe, leichter in die Samen eindringen als andere Ionen und dort durch Ionisation die Tätigkeit des Protoplasmas anregen. Vielleicht sind bei dem Wiederaufleben der Eier von T. ähnliche Vorgänge beteiligt. Die Konzentrationen, bei welchen die Wirkung schon eintritt, sind nach Fischers Versuchen so klein, daß ihr Vorkommen in der freien Natur nicht ohne weiteres von der Hand gewiesen werden kann.

Ich habe schon oben die Tatsache berührt, daß die auf dem Wasser schwimmenden Eier sich nicht zu entwickeln vermögen. Entweder bleiben sie überhaupt geschlossen, oder ihre Schalen öffnen sich zwar, was aber heraustritt, ist nicht ein wohlgeformter Nauplius, sondern flockig zerfallenes Körpergewebe desselben. Ich halte die Erscheinung für eine Folge der Nähe der Athmosphäre. Die schwimmenden Eier ragen ja mit ihrer Oberfläche etwas über den Wasserspiegel hinaus . Meine Versuche bestätigten diese Auffassung. Sobald nämlich die Luft ausgeschlossen wird, dadurch, daß man die Eier unter Wasser bringt, eine Schicht von 1 cm genügt, oder die Luft durch ein anderes Gas ersetzt, schlüpfen aus den Eiern normale Nauplien aus. Ich vermutete von Anfang an, der Sauerstoff der Luft könne der Urheber des abnormen Verhaltens sein und versuchte meine Ansicht durch einige Experimente zu erweisen.

Die Experimente zerfallen in zwei Serien: Erstens solche, bei denen der Einfluß der Höhe der über den Eiern befindlichen Wasserschicht auf das Ausschlüpfen festgestellt wurde, zweitens solche,

die den Einfluß des Sauerstoffs und der Kohlensäure dartun sollen. In der ersten Serie verfuhr ich wie folgt:

Ich entnahm meinen Zuchtaquarien Eier enthaltenden Schlamm und trocknete ihn auf Filtrierpapier. Die Filtrierpapierstückchen brachte ich auf Glasplatten, die in verschiedener Höhe in Gefäßen von 5 cm Durchmesser und 8 cm Höhe angebracht waren. In einem Fall war außer dem Wasser und den Eiern in den Gefäßen nichts enthalten, im andern Fall brachte ich an den Boden der Gefäße je eine Schicht Erde vom Eichener See, in der die Eier von T. durch Erwärmen getötet waren. Die Resultate sind in den Tabellen 42 und 43 enthalten.

In der ersten Versuchsreihe (Tabelle 42) war keine Erde beigegeben. Die Eier wurden mit Flußwasser übergossen. Unter der Zahl der Eier ist diejenige verstanden, die ich erhielt, indem ich von der zu jedem Versuch verwendeten Zahl die Zahl derjenigen Eier abzog, die mit der Zeit an die Oberfläche des Wassers kamen, und dort entfernt wurden. Die Prozentzahlen zeigen deutlich den Einfluß der Atmosphäre. Durch das Weglassen der Erde wurde Fäulnisbildung in den Versuchen vermieden. Der Luftgehalt war infolgedessen auch in den tieferen Schichten noch ausreichend, um das Ausschlüpfen der Tiere zu ermöglichen.

Tabelle 42.

Versuch	Wassersäule	Eier	Nauplien	%	Ausschlüpfen während der Zeit von ? Tagen
1.	0,5	168	1	0,6	1
2.	1,5	159	31	19,5	7
3.	2,5	174	23	13,2	17
4.	3,5	277	61	22,0	18
5.	4,5	196	37	18,9	14
6.	5,5	253	55	23,4	15
7.	6,5	192	20	10,4	13

Der Versuch wurde einen Monat lang unterhalten, bis sicher keine Nauplien mehr zu erwarten waren. Interessant sind die in der Tabelle zu äußerst rechts aufgeführten Zahlen. Deutlich nimmt die Zahl der Tage, an denen Nauplien ausschlüpfen, mit steigender Wasserschicht zu, um gegen den Schluß nur wenig zu sinken. Dabei ist unter der Zahl der Tage, an welchen Tiere ausschlüpften, der Zeitraum vom Ausschlüpfen des ersten bis zum Ausschlüpfen des letzten Nauplius zu verstehen. Sicher ist diesen

Zahlen zu entnehmen, daß der Einfluß der Atmosphäre bis in eine Tiefe von 1,5 cm reicht.

In der zweiten Versuchsreihe wurde durch Zugabe von Erde eine Fäulnisquelle geschaffen, die den Sauerstoffgehalt in den tieferen Schichten stark herabdrücken mußte. Die Resultate sind in der Tabelle 43 verzeichnet.

Vergleichen wir diese Versuche (Tabelle 43) mit den vorhergehenden, so fällt auf, daß nur ganz am Anfang der Reihe ein relativ großer Prozentsatz von Tieren den Eiern entschlüpfte. Schon bei einer Tiefe von bloß 1,5 cm macht sich der Sauerstoffmangel, der durch Zugabe von Sauerstoff zehrendem Material hervorgerufen wurde, bemerkbar. Der Einfluß der Atmosphäre, der in den vorigen Versuchen noch in einer Tiefe von 1,5 cm hinabreichte, ist hier bei ½ cm nicht mehr zu verspüren. Die Abnahme der ausgeschlüpften Tiere nach unten kann, wie aus den weiter unten angeführten Versuchen hervorgeht, nicht eine Folge der Anwesenheit von Kohlensäure sein, sondern ist auf den Mangel an Sauerstoff zurückzuführen, vielleicht auch auf die durch eine reichliche Pilzflora entwickelten Fäulnisprodukte. Der zweite Grund will mir aber weniger einleuchten, gehen doch die Eier von T. auch im Eichener See nicht zugrunde, wenn er sich in einen Jauchetümpel verwandelt. Ich habe häufig bemerkt, daß bloß durch Tieferlegen des Wasserspiegels, wobei also die giftigen Produkte der Fäulnis nicht entfernt wurden, in stark fauligem Schlamm Eier von T. zur Entwicklung zu bringen waren, die ohne die Verminderung der Wassersäule keine Tiere hervorgebracht hätten.

Tabelle 43.

Versuch	Wassersäule	Eier	Nauplien	%	Tiere entschlüpften während ? Tagen
1.	0,5	105	20	19,0	15
2.	1,5	82	7	8,5	13
3.	2,5	144	1	0,6	1
4.	3,5	114	8	7,0	6
5.	4,5	163	7	4,3	11
6.	5,5	200	2	1,0	6
7.	6,5	198	9	4,5	11

Die zweite Serie der Versuche wurden mit dem in Fig. 15 abgebildeten Apparat durchgeführt.

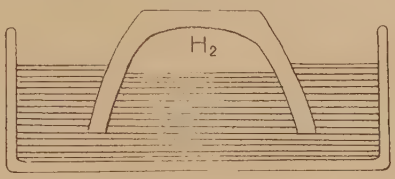


Fig. 15.

Unter eine verkehrt im Wasser stehende Uhrschale brachte ich bestimmte Gasgemische. Mittelst einer Pipette spritzte ich sodann eine Anzahl Eier so unter die Uhrschale, daß sie an der unteren Fläche der Gasblase schwammen. Eier, die während des Versuches auf den Boden des Gefäßes niedersanken, wurden entfernt und sind in der Anzahl der Eier nicht mitgezählt.

Es ist von vornherein klar, daß für die Einwirkung auf die Eier der Stickstoff der Luft nicht in Betracht kommt. Ebensowenig das Kohlendioxyd. Denn bildete letzteres den entwicklungshemmenden Faktor, so müßte im Wasser, wo dasselbe in weitaus größerem Maße vorkommt, die Entwicklung noch schwerer vonstatten gehen als an der Oberfläche des Wassers. Wir müßten also gerade den dem beobachteten Verhältnis entgegengesetzten Vorgang konstatieren. Daß es tatsächlich der Sauerstoff der Luft ist, der allein in Frage kommt, zeigt der Verlauf meiner Experimente.

Versuch. Unter das verkehrt im Wasser befindliche Uhrglas brachte ich Luft und 74 Eier. Aus diesen erhielt ich keinen einzigen lebend ausgeschlüpften Nauplius. Am zweiten Tag, nachdem ich den Versuch angesetzt, waren von den 74 Eiern 20 offen, von den darin befindlichen Nauplien bewegte sich aber nur einer. Am andern Tag war auch er wie die andern tot und in Auflösung begriffen.

Versuch. Unter dem Uhrglas stellte ich eine Blase von reinem, elektrolytisch gewonnenem Wasserstoff her und brachte dazu 43 Eier. Von diesen entwickelten sich im Laufe von 4 Tagen 5 zu normalen Nauplien. Außer diesen Eiern öffneten sich noch eine ganze Anzahl. Weitere Nauplien aber fand ich keine.

Versuch. Zu einer Gasblase, die aus 23,3% Sauerstoff und 76,6% Wasserstoff bestand, brachte ich 49 Eier. Von diesen entwickelte sich keins.

Versuch. 52 Eier ließ ich an der Oberfläche eines offenen, Wasser enthaltenden Gefäßes schwimmen. Von diesen entwickelte sich innerhalb 6 Tagen kein einziges.

Nun brachte ich die Eier unter Wasser und wartete eine weitere Woche. Es entwickelte sich wieder kein Ei.

Versuch. Zu einer Gasblase aus reinem, gewaschenem Kohlendioxyd brachte ich eine Anzahl Eier. Am folgenden Tag war die Gasblase bis auf die Hälfte zusammengeschmolzen infolge von Absorption durch das Wasser. Ich erneuerte das Gas. Dadurch wurden allerdings die Eier von der Gasblase weggeschwemmt und befanden sich nun teils an der Glaswand über der Glasblase, teils an der Glaswand außerhalb des Bereiches der Gasblase und teils am Rande der Gasblase selbst. In allen 3 Gruppen von Eiern sah ich einzelne sich entwickeln und erhielt normale Nauplien.

Fassen wir die Resultate dieser Versuche zusammen, so erhalten wir als Grund für das Nichtentwickeln der Schwimmeier den allzu hohen Sauerstoffgehalt der obersten Wasserschichten. Denn nach diesen Versuchen kann es kein Zweifel mehr sein, daß nichts anderes als der Sauerstoff der Luft die Entwicklung der schwimmenden Eier hemmt. Namentlich aus dem letzten Versuch sehen wir deutlich, wie wenig Sauerstoff die Eier von T. zu ihrer Entwicklung nötig haben. Denn soviel ist sicher, auch im letzten Versuch mit Kohlendioxyd war der Sauerstoff nicht ganz ausgeschlossen. Durch Diffusion auf dem Wege durch das Wasser gelangte sicher immer ein wenig Sauerstoff zu den Eiern. Es fiel mir in einem Versuch, den ich oben nicht angeführt habe, auf, daß unter Umständen auch unter einer Luftblase Eier lebende Nauplien beherbergen können, nämlich dann, wenn an einer Stelle unter dem Uhrglas eine große Menge von Eiern zusammengehäuft liegen. Unter solchen Verhältnissen beobachtete ich, daß in einzelnen in der Mitte der übrigen liegenden Eiern die Nauplien sich bewegten, während in den Eiern, die allein an der Grenze Luft-Wasser lagen, die Nauplien keine Bewegung zeigten und sehr bald flockig zerfielen oder gar nicht zu sehen waren, indem aus den nur wenig sich öffnenden Eiern bloß eine gelbliche Flüssigkeit herausfloß. Wahrscheinlich war in diesen Fällen die Sauerstoffzehrung der vielen Eier so groß, daß die in der Mitte liegenden länger vor der Vernichtung bewahrt blieben.

Gerne hätte ich in einer weiteren Versuchsserie diejenige Sauerstoffkonzentration festgestellt, bei der die Eier sich gerade noch entwickeln können. Da mir aber leider das Material ausgegangen war und ich mir kriegshalber kein neues verschaffen konnte, blieben die Versuche unausgeführt.

Nun zur Beschreibung des normalen Ausschlüpfens:

Die Eier von T. zeigen etwa 20 Std. nach dem Übergießen mit Wasser die ersten Veränderungen. Nachdem das Ei die Gestalt angenommen hat,

die es vor der Ablage besaß, d. h. nachdem es seine frühere Dicke wieder erlangt hat, bildet sich an irgendeiner Stelle der Peripherie ein feiner Spalt. Dieser verlängert sich nach beiden Seiten und wird, während das Ei immer mehr an Dicke gewinnt und runder wird, breiter und breiter. Nach einiger Zeit sieht man bei geeigneter Beleuchtung aus dem Spalt, der nun reichlich die Hälfte des Eiumfanges einnimmt, eine damastartig glänzende, durchsichtige Hülle hervorquellen. Der Spalt öffnet sich noch mehr und heraus tritt zunächst das vordere Ende und schließlich immer mehr von einem etwa birnförmigen Sack, dessen äußere Begrenzung eben die durchsichtige Hülle ist. Man sieht deutlich, wie der Sack immer mehr an Volumen zunimmt und dadurch immer mehr zwischen den beiden Schalenhälften hervorquillt. Nach und nach fängt der in ihm eingeschlossene Nauplius an sich zu bewegen. Zuerst

Fig. 16.
Ei, vom Nauplius verlassen.

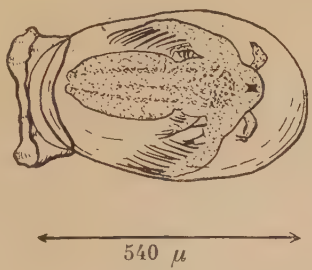


Fig. 17.
In die Embryonalhülle eingeschlossener Nauplius.

ist es nur ein schwaches Hin- und Herpendeln der Ruderantennen. Mit der Zeit nehmen die Bewegungen an Umfang und Häufigkeit zu, das Tier sucht sich aus seinem Gefängnis durch Ansperren der Ruderantennen zu befreien. Dank dieser Anstrengungen und dem immer mehr zunehmendem Volumen tritt schließlich der durchsichtige Sack ganz aus der Schale heraus. Diese schließt sich wieder und der Sack fällt daneben auf den Boden des Gefäßes. Die beiden Schalenhälften schließen sich wieder und die leere Schale hat ein Aussehen, das Fig. 16 besser darstellt, als ich mit Worten beschreiben könnte. Am hinteren Ende des häutigen Sacks, der den Nauplius vorläufig noch einschließt, findet man manchmal noch die Überreste einer andern Hülle, die die erste im Ei umgibt. Sicher bekommt man die äußere Hülle zu Gesicht, wenn man nicht wartet, bis der Sack von selbst aus der Schale fällt, sondern dem Ausschlüpfen vorsichtig mit einer Nadel nachhilft. In Fig. 17 sind die beiden Hüllen dargestellt, wie sie bei der beschriebenen Manipulation erhalten werden. Die äußere, zusammengefallene stellt die Dotterhaut dar, die nach der Befruchtung gebildet wurde. Sie haftet der Eischale ziemlich fest an und bleibt daher oft innerhalb der 2 Schalenhälften zurück. Die innere, noch intakte Hülle ist während der Embryonalentwicklung entstanden. Ich will sie mit Spangenberg (111) Embryonalhülle nennen. Sie dehnt sich immer mehr aus, dem in ihr eingeschlossenen Tier immer mehr freien Raum lassend und platzt schließlich dank auch den Anstrengungen des Tieres am vorderen, dickeren Ende.

Sobald der Riß entsteht, zieht sie sich zusammen und speit gewissermaßen ihren Inhalt in das umgebende Wasser. Das Platzen der Embryonalhülle kann durch Temperaturerniedrigung bis auf 0° 24 Std. und länger hintangehalten werden, da bei dieser Temperatur die Bewegungen des Nauplius aufhören. Ich habe vergeblich versucht, den Vorgang des Aufquellens an geöffneten Eiern zu untersuchen. Auch wenn ich den Einhalt nicht verletzt hatte, trat doch, sobald Wasser hinzukam, flockiger Zerfall ein, ja sogar dann, wenn ich nur an einer Stelle den Rand des Eis ein wenig angeschnitten hatte. Die Schale hatte offenbar nicht nur die eine Aufgabe, das junge Tier vor allzu rascher Austrocknung zu schützen, sondern auch die andere, zu schnelle und ungleichmäßige Befeuchtung zu verhindern.

Der eben beschriebene Vorgang des Ausschlüpfens ist offenbar bedingt durch die große Volumvermehrung der Embryonalhülle. Diese selbst kann nicht anders denn als ein osmotischer Vorgang aufgefaßt werden. Die Volumvermehrung ist doch sichtlich die Folge einer Wasseraufnahme und diese ist nur dann möglich, wenn im Innern der Hülle eine größere Konzentration an gelösten Stoffen, ein größerer osmotischer Druck herrscht als außerhalb. Die Embryonalhülle ist sehr dehnbar, nimmt doch ihre Länge vor dem Platzen oft um 50 % zu. Über die Herkunft des osmotischen Drucks im Innern der Eier habe ich mich schon weiter oben verbreitet. Er rührt daher, das der osmotische Druck der Körpersäfte der Tiere an und für sich schon ein größerer ist als derjenige der Umgebung und daß der osmotische Druck im Innern der Eier noch erhöht wird durch die bei der Schalenbildung stattfindende Volumverminderung. Ich versuchte die Größe des in der Embryonalhülle herrschenden osmotischen Druckes zu messen. Ausgehend von der Annahme, die Embryonalhülle stelle eine semipermeable und vollkommen elastische Membran dar, überlegte ich mir folgendes: Wird eine elastische Membran durch einen Innendruck ausgedehnt und wird diesem Innendruck ein Außendruck entgegengesetzt, so muß die elastische Membran nach innen ausweichen, um so mehr, je größer der angewendete Außendruck ist. Ist dieser Außendruck kleiner als der Innendruck, so wird er einen Teil des Innendrucks aufheben, der ihm an Größe gleichkommt, den verbleibenden inneren Überdruck hat aber die Membran zu tragen, d. h. sie wird dadurch nur soviel nach außen gewölbt werden, daß ihre Spannung dem Überdruck gerade ge-

wachsen ist. Wächst nun der Außendruck, so wird der Druckanteil, den die Membran zu tragen hat, immer kleiner, ihre Spannung wird abnehmen und sie wird schließlich entspannt sein, wenn der Innendruck dem Außendruck gerade gleich ist. Wächst der Außendruck noch mehr, so wird die Membran nach innen gedrückt. Diese Überlegung auf die Embryonalhülle angewandt, ergibt folgende Schlüsse. Lassen wir auf die in sich selbst geschlossene Embryonalhülle einen äußeren osmotischen Druck wirken, der dem inneren gerade gleichkommt, so wird sie sich entspannen. Das von ihr eingeschlossene Volumen wird kleiner werden. Ist aber der Außendruck nur um ein Geringes größer als der Innendruck, so wird die Hülle anfangen zu schrumpfen. Nun überlegte ich weiter: Die Bildung der Embryonalhülle findet innerhalb der das Ei umschließenden Dotterhaut statt, also innerhalb eines nach außen abgeschlossenen Raumes, dessen hohen osmotischen Druck die Dotterhaut und die Schale zu tragen haben. Die Embryonalhülle wird also entstehen, ohne daß sie diesem osmotischen Druck in irgendeiner Weise einseitig ausgesetzt wäre. Sie wird also ursprünglich überhaupt keine Spannung haben, sondern einfach den von ihr umschlossenen Raum spannungslos umfassen. Dann muß aber, vorausgesetzt, daß sie vollkommen elastisch und semipermeabel ist, der Raum, den sie nach der Entspannung mittelst eines künstlich hervorgebrachten osmotischen Drucks einnimmt, genau dem Raum entsprechen, den sie bei der Bildung einnahm. Der in ihr wirksame osmotische Druck wird dann dem osmotischen Druck gleich sein, der im Ei vor der Eintrocknung herrschte.

Es ist nicht anzunehmen, daß der osmotische Druck durch von dem Nauplius ausgeschiedene Exkretstoffe wesentlich erhöht wird, da erstens der Stoffwechsel während der Trockenperiode ein ganz minimaler ist, und ferner als Atemmaterial hauptsächlich das in reichster Menge vorhandene Fett in Betracht kommt, das wohl fast ausschließlich zu Kohlendioxyd und Wasser verbrannt wird.

Der osmotische Druck also, den wir anwenden müssen, um die Embryonalhülle zu entspannen, ist dem andern gleich, der vor dem Eintrocknen im Ei herrschte. Das aber nur, wenn die Membran vollkommen elastisch ist, d. h. keine dauernde Defor-

mation erleidet und zugleich die Eigenschaft der Semipermeabilität aufweist. Die Elastizität dürfen wir dann als praktisch vollkommen ansehen, wenn die entspannte Membran die Größe eines noch nicht eingetrockneten Eis aufweist, die Schale abgerechnet. Die Semipermeabilität kann aber als erwiesen gelten, wenn auch durch langes Liegen in Wasser der osmotische Druck innerhalb der Membran nicht vermindert wird. Streng genommen ist dann die Membran allerdings nur für diejenigen Stoffe semipermeabel, die in ihrem Innern sich befinden. Der hohe osmotische Druck spricht dafür, daß die in der Flüssigkeit im Innern der Embryonalhülle gelösten Stoffe niedrig molekulare Körper sind. Ist die Membran für diese semipermeabel, so ist sie es auch in hohem Grad für die anorganischen Salze, die ich zur Messung des osmotischen Drucks verwendete.

Die Versuche wurden in folgender Weise vorgenommen.

Ich stellte mir zunächst Lösungen von 1—10% Kochsalz in Wasser her und probierte, bei der schwächsten Lösung anfangend, bei welcher Konzentration die Schrumpfung der Embryonalhülle eintrat. Ich fand Konzentrationen von 4 und 5%. Hierauf stellte ich mir Lösungen dar, deren Gehalt 3 bis 5% betrug und deren Konzentration von Lösung zu Lösung um 0,2% differierte. Mit diesen Lösungen wurden die einzelnen Tiere untersucht, indem ich sie nacheinander in die Lösungen, bei der schwächsten anfangend, eintrug und die Lösung bestimmte, bei der gerade die Schrumpfung anfing sich bemerkbar zu machen. Fand ich in einer Lösung noch keine Schrumpfung, in der nächstfolgenden aber eine bedeutende, so nahm ich den osmotischen Druck der ersten Lösung als dem im Innern der Hülle herrschenden Druck entsprechend an.

Zur Untersuchung gelangten Embryonalhüllen, die eben erst den Eiern entquollen waren und solche, die ich 24 und 48 Std. lang bei 0° in Wasser aufbewahrt hatte. Die Resultate sind in der folgenden Tabelle 44 angeführt.

Die geringen Abweichungen zwischen den Werten für die 3 Gruppen sprechen deutlich dafür, daß während der 24 u. 48 Std., welche die Embryonalhüllen in Wasser zubrachten, keine Änderung der osmotischen Verhältnisse stattgefunden hat, daß also die Membran als praktisch semipermeabel angesehen werden darf. Was nun die Größe der entspannten Membran anbetrifft, so kann sie darum nicht genau mit der Größe der Eier verglichen werden, weil sie nicht rund sondern oval ist. Sodann ist die Messung ihrer Größe darum nicht leicht, weil die verengte Hülle dem Nauplius wenig Raum bietet und durch seine Bewegungen ständig deformiert wird. Die in der folgenden

Tabelle 44. Konzentrationen, deren osmotischer Druck demjenigen innerhalb der Embryonalhülle entspricht in Prozent NaCl.

Frisches Material	24 Stunden alt	48 Stunden alt
3,4	3,8	3,0
3,6	4,2	4,2
3,6	4,0	3,2
3,6	3,8	4,2
3,0	4,0	4,0
3,4	3,8	—
3,4	3,6	—
—	3,8	—
—	3,4	—
Mittelwerte: **3,4(3)**	**3,8(2)**	**3,7(2)**

Tabelle 45 aufgeführten Längen und Breiten zeigen aber doch, daß die Größe des umschlossenen Raumes wenigstens ungefähr der Größe der ungetrockneten Eier entspricht, daß also auch die Elastizität der Membran praktisch als vollkommen angesehen werden kann, und daß die weiter unten angeführten osmotischen Drücke denjenigen entsprechen, die in den Eiern vor dem Eintrocknen herrschen. Diese Drücke werden aber nicht weit von denen verschieden sein, die im Eisäckchen herrschen, wenn die Eier ihre linsenförmige Gestalt annehmen. So gelangen wir auf einem weiten Umweg schließlich doch zu Zahlen, die uns wenigstens die Größenordnung der Drücke angeben, welche der Organismus von T. im Eisäckchen aufzubringen imstande ist.

Tabelle 45. Längen und Breiten der entspannten Embryonalhüllen in 1000stel mm.

Länge	442	380	453	465	443	446	460	480	457	495
Breite	305	360	332	337	337	315	330	350	330	364
Mittel	373	370	392	401	390	380	395	415	392	420
Länge	465	502	450	435	450	495	465	—	—	—
Breite	360	364	345	345	345	330	360	—	—	—
Mittel	412	433	397	390	397	412	412	—	—	—

Zur Berechnung der osmotischen Drücke verwendete ich die kleinste und die größte der in Tabelle 44 angegebenen Konzentrationen und das Mittel aus allen Werten. Die Berechnung geschah unter Berücksichtigung der Dissoziation, deren Größe aus den Tabellen von Kohlrausch und Holborn (74) über die elektrische Leitfähigkeit festgestellt werden konnte.

Es ergaben sich demgemäß folgende Drücke:

Kleinste Konzentration	3,0% NaCl	22,13 Atm.
Größte »	4,2 » »	30,79 »
Mittlere »	3,6 » »	26,42 »

Diese Drücke sind so erheblich, daß man sich wundern muß, daß sie überhaupt im Tierkörper gebildet werden können. Wir verstehen jetzt, warum der Verschluß des Eisäckchens ein so fester ist, daß es nicht gelingt ohne Zerstörung der Wandung eine Nadel durch den Ausführgang einzuführen.

Die Tatsache, daß der Vorgang des Ausschlüpfens in der Hauptsache ein osmotischer Vorgang ist, erklärt auch, warum Eier von T. in Salzlösung nicht zur Entwicklung gelangen. Durch die Vermehrung des äußeren Drucks wird die Zerreissung der Embryonalhülle oder sogar das Aufbrechen der Schale unmöglich, auch wenn das eingeschlossene Tier noch so sehr seine Ruderantennen anstemmt. Denn es ist in erster Linie die osmotische Dehnung der Membran, welche deren Platzen bedingt. Dies geht schon daraus hervor, daß auch bei 0°, bei welcher Temperatur die Tiere vollkommen regungslos sind, die Membran schließlich zum Platzen kommt.

Ich habe betreffs des Verhaltens der normalen Eier in Salzwasser einige Versuche angestellt.

Durch Bewässern von Eichener Erde mit Salzwasser von 1—5% erhielt ich keine Nauplien. Auch nachdem ich das Salzwasser ausgewaschen und durch Leitungswasser ersetzt hatte, kamen keine Tiere zum Vorschein. Das Ausschlüpfen war wohl zuerst durch die osmotische Wirkung des Salzes verhindert, und dann waren die Tiere getötet worden.

Ich halte dafür, daß die Membranen, die den Nauplius einschließen, auf die Dauer für Kochsalz nicht semipermeabel sind, sondern das Salz zum Teil eindringen lassen und daß dadurch der Tod der Tiere herbeigeführt wird.

In einer zweiten Versuchsreihe bewässerte ich gleiches Material mit Salzlösungen von 0,2—1,0%. Dabei erhielt ich viele Nauplien bei der Lösung von 0,2%, bei höherem Gehalt keine. Nach dem Auswaschen der Salzlösung und dem Übergießen mit Leitungswasser gaben auch die Eier aus Lösungen von 0,4—1,0% Tiere, und zwar um so weniger, je höher vorher die Konzentration der Salzlösung gewesen war. In keinem Fall erhielt ich so viele Nauplien wie vorher in der Lösung von 0,2% Gehalt. Allerdings dürfte an diesem Resultat auch die bald einsetzende starke Fäulnis mit Schuld gewesen sein.

Abonyi berichtet (2) von Versuchen, in denen Eier von Branchipus tagelang dem Einfluß von 2proz. Salzlösung ausgesetzt waren, ohne Schaden zu leiden. Nach seinen Befunden entwickelten sich die Eier in Salzwasser von 0,15—0,75%. Branchipus scheint größere Konzentrationen von NaCl zu ertragen als T. Ja, Abonyi konnte sogar die Entwicklung der Eier von Br. durch Behandlung mit Salzwasser unter Umgehung der Trockenperiode hervorrufen.

Er schreibt unter anderem, daß Eier, die 12—16 Std. mit normaler Salzlösung behandelt wurden, in frisches Wasser gebracht, nach 24 Std. sich öffneten und die Nauplien dem freien Wasser übergaben. Ich habe mit derselben Methode die Eier von T. zur Entwicklung zu bringen versucht.

In einer ersten Versuchsserie setzte ich nicht getrocknete Eier dem Einfluß von 6, 12, 18, 24 u. 30proz. Salzwasser während je 3, 9 u. 16 Tagen aus. Nach Ablauf dieser Zeit wurden die Eier ausgewaschen und mit Flußwasser übergossen unter Beobachtung aller Vorsichtsmaßregeln, die bei getrockneten Eiern die Entwicklung fördern. Von den angewandten 600 Eiern entwickelte sich aber nur eins, das mit 31 andern 3 Tage lang in Salzwasser von 18% gelegen hatte.

Nachdem die Eier 14 Tage lang, ohne sich zu entwickeln, in Flußwasser aufbewahrt worden waren, trocknete ich alle und bewässerte sie zum zweitenmal. Aber auch jetzt kam kein Nauplius zum Vorschein. Das Salzwasser hatte sie offenbar getötet.

Ein ähnliches Resultat zeitigte eine zweite Versuchsserie, bei der mehr als 1000 Eier zur Behandlung kamen. Ich setzte sie in ungefähr gleichen Mengen dem Einfluß konzentrierter Salzlösung während 24, 59, 79½, 96, 175, 247 und 360 Stunden aus. Nach dem Auswaschen und Übergießen mit Flußwasser erhielt ich einen einzigen Nauplius unter 193 Eiern, die 247 Std. lang im Salzwasser gelegen hatten. Nach dem Trocknen erhielt ich wieder keine Tiere.

Bei einer dritten Serie ließ ich normale NaCl-Lösung auf die Eier 4, 8, 12, 16, 20, 24, 28 u. 32 Std. lang einwirken, wieder ohne Erfolg. Zur Behandlung gelangten 650 Eier. Davon erhielt ich keinen einzigen Nauplius. Eine Prüfung des angewendeten Materials ließ vermuten, daß auch seine geringe Eignung zu dem Mißerfolg beigetragen habe. Bei den beiden ersten Serien fehlte es dagegen nicht am angewendeten Material.

Meine Versuche erwecken geringe Hoffnung, daß es je möglich sein wird, T.-Eier durch Behandlung mit Salzwasser zur Entwicklung zu bringen. Die Eier scheinen wie die Tiere gegen NaCl-behandlung sehr empfindlich zu sein.

Die in 0,2proz. Salzlösung ausgeschlüpften Nauplien gingen wie hier die Eier bald unter der Einwirkung der Salzlösung zugrunde, während einige von ihnen, die ich in frisches Wasser gebracht hatte, sich ohne Störung zu Geschlechtstieren entwickelten.

Abonyis Versuche gingen aus von der Brecknerschen Theorie, die Behandlung mit Salzwasser habe auf die Eier von Artemia denselben Einfluß wie das Eintrocknen auf diejenigen von Branchipus. Daher schloß A., müsse es möglich sein, die Eier von Br. durch Behandlung mit Salzwasser zur Entwicklung zu bringen. Dies ist ihm nun tatsächlich auch gelungen. Nur, glaube ich, ist seine Auffassung von der Einwirkung der Salzlösung auf die Eier eine unrichtige. Abonyi nimmt nämlich mit Breckner an, daß die mehr oder weniger konzentrierte Salzlösung bei Artemia und bei Branchipus zu einer Erhöhung des im Innern herrschenden osmotischen Drucks führen müsse. Diese Erhöhung ist nur möglich, wenn bei der Behandlung mit Salzwasser Salz in das Ei eindringt und dann beim Verdünnen der Lösung, in der sich die Eier befinden, bei Br. also beim Übergießen mit reinem Wasser, osmotisch wirksam wird. Nun ist nachgewiesenermaßen, ich verweise auf meine Untersuchungen über den osmotischen Druck innerhalb der Embryonalhülle und über die Entstehung der Form der Eischale, schon im frisch abgelegten Ei ein ziemlich hoher osmotischer Druck vorhanden. Dieser Druck wird dem Eindringen von NaCl einen bedeutenden Widerstand entgegensetzen, um so mehr als die Membran für NaCl, wenn dasselbe später osmotisch wirken soll, nur eine ganz geringe Durchlässigkeit haben darf. Es wird infolgedessen bei der 12—16stündigen Behandlung mit Salzwasser nur wenig NaCl in die Eier eindringen. Nun vergehen aber von der Übertragung der Eier in reines Wasser bis zum Aufklaffen der Eischalen mindestens 20 Std. Der Konzentrationsunterschied zwischen den mit Salzwasser behandelten Eiern und reinem Wasser müßte, wenn das Salz überhaupt in die Eier eindringen könnte, bedeutend größer sein als der Unterschied zwischen den Eiern und Salzlösung, infolgedessen würde das eingedrungene NaCl in der längeren Zeit leicht wieder vollständig aus den Eiern herausdiffundieren, d. h. osmotisch unwirksam blei-

ben. Es läßt sich also auf diese Weise die Wirkung der NaCl-Behandlung nicht verstehen.

Bräm hat schon (19) darauf hingewiesen, daß durch das Eintrocknen und Einfrieren der Phyllopodeneier die Atmung verhindert oder doch stark herabgesetzt wird und daß diese Verhinderung der Atmung »die Lebenstätigkeit der tierischen Zelle unterbricht, daß sie die Zelle in einen Zustand der völligen Ruhe, gewissermaßen in eine Art Schlaf versetzt« und daß es »die Erweckung aus dieser der Zelle aufgezwungenen Ruhe ist, was deren Entwicklung auslöst«.

In diesem Sinn möchte ich auch die Wirkung der Salzlösung auffassen. Unter ihrem Einfluß verliert die im Ei eingeschlossene Larve einen Teil ihres Quellungswassers, dadurch nimmt ihr Volumen allerdings ab, die Konzentration infolgedessen zu, das ist aber nicht die Hauptsache, sondern als entscheidend hat der Zustand der Ruhe zu gelten, in den sie dadurch notwendigerweise versetzt wird. Dieser Ruhezustand läßt sich bei T. durch Behandlung mit Salzwasser warscheinlich auch erzwingen, aber die Tiere werden gleichzeitig dadurch geschädigt.

Bei Artemia dürfte der Aufenthalt der Eier in der konzentrierten Sole auch das Ruhestadium bedeuten. Hier ist aber die Entstehung eines Überdrucks infolge des Aufenthalts in der Salzlösung nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen, da ja die Eier von A. unter natürlichen Verhältnissen ziemlich lange Zeit in der konzentrierten Lösung liegen bleiben und dann in der verdünnten Lösung in kurzer Zeit sich öffnen, so daß evtl. ein Teil der eingedrungenen Salze noch zur Wirkung kommt.

Schon F. Brauer hatte (23) darauf hingewiesen, daß bei einem Teil der Phyllopoden deren Eier durch Eintrocknen zur Entwicklung gelangen, auch Einfrieren denselben Erfolg hat, daß also ein durch Kälte hervorgebrachtes Ruhestadium die Weiterentwicklung auszulösen imstande ist. Ich habe mit den Eiern von T. Versuche angestellt zur Beantwortung der Frage, ob auch hier die Eier durch Einfrieren zur Entwicklung zu bringen seien. Aus Mangel an geeignetem Material mußte ich leider die Versuche vorzeitig abbrechen. (Kriegshalber war es mir seit Herbst 1916 nicht mehr möglich, Material vom Eichener See zu holen.) Trotzdem will ich die Resultate meiner wenigen Versuche hier anführen.

In einem ersten Versuch wurden 73 Eier von T., die seit der Ablage in Wasser aufbewahrt worden waren und nachgewiesenermaßen durch Trocknen leicht zur Entwicklung gebracht werden konnten, langsam dadurch abgekühlt, daß ich das Gefäß mit dem die Eier enthaltenden Wasser in ein anderes mit Eis und Wasser stellte. Nachdem die Temperatur im Verlauf einer Stunde auf 1,1° C gesunken war, brachte ich die Eier in ein schwaches Kältegemisch aus Eis und Kochsalz, dessen Temperatur —7° betrug. Das Gemisch wurde täglich erneuert, wobei ich darauf achtete, daß erstens die Eier nie auftauten und zweitens das Kältegemisch nicht zu plötzliche Temperaturschwankungen hervorbrachte. Das Gefäß, in dem ich die Versuche anstellte, war hinreichend isoliert, so daß ich das Gemisch nicht mehr als einmal täglich erneuern mußte. Nach 10 Tagen ließ ich die Eier langsam auftauen und beobachtete sie während 8 Tagen bei einer Temperatur von 12,5° C. Kein Ei entwickelte sich. Hierauf wurden die Eier getrocknet, wieder mit Wasser übergossen und weitere 10 Tage beobachtet. Wiederum erhielt ich keinen einzigen Nauplius. Die Kälte hatte offenbar die Eier getötet.

Bei einem zweiten Versuch ließ ich das Kältegemisch auf gleiches Material einwirken und entnahm dem Versuchsgefäß jeden Tag ein gewisses Quantum Eier dadurch, daß ich einen Teil des Eisklumpens, der die Eier enthielt, auftauen ließ. Ich erhielt so Eier, die dem Einfrieren 1, 2, 3, 4 u. 5 Tage lang ausgesetzt waren. Dabei erhielt ich von 237 Eiern, die 4 Tage lang gefroren waren, am ersten Tag nach dem Auftauen einen Nauplius, von 560 Eiern, die 5 Tage lang gefroren waren am 2., 3. u. 5. Tag je einen Nauplius. Nach dem Trocknen erhielt ich von keiner der 5 Gruppen weitere Tiere. Sie waren mit Ausnahme der 4, die sich entwickelt hatten, von der Kälte getötet worden.

Ich machte nun folgende Überlegung. Durch das wiederholte Auftauen eines Teils des Eises wurden offenbar Schwankungen der Temperatur hervorgerufen. Vielleicht konnten diese Schwankungen dazu beitragen, die Schalennaht, wenn dieser Ausdruck hier erlaubt ist, zu lockern. Ich brachte nun in einem 3. Versuch solche Schwankungen absichtlich hervor, indem ich die Eier im Zeitraum von 11 Std. 10mal einfrieren und wieder auftauen ließ. Dabei schwankte die Temperatur innerhalb weniger Minuten um 10—20° C. Am zweiten Tag nach dem endgültigen Auftauen waren von den 144 Eiern eine ganze Anzahl geöffnet, aus einem Ei war ein Nauplius ausgeschlüpft, die in den andern eingeschlossenen Exemplare aber zeigten keine Bewegung. Innerhalb einer Woche schlüpfte kein Tier mehr aus. Das Einfrieren und Wiederauftauen hatte also wohl bei einem Teil der Eier die Schale soweit gelockert, daß sie unter dem osmotischen Druck der enthaltenen Lösung aufsprang, aber gleichzeitig hatte die Kälte und wahrscheinlich auch der schroffe Temperaturwechsel die Tiere getötet.

Zu einem 4. Versuch verwendete ich nur eine ganz schwache Kältemischung. 222 Eier brachte ich in ein Reagensglas, kühlte sie vorsichtig ab und ließ sie schließlich einfrieren. Nachdem alle Eier festgefroren waren, aber noch ein Teil des umgebenden Wassers flüssig war, nahm ich das Reagensglas aus dem Kältegemisch und ließ das Eis soweit auftauen, daß alle Eier davon befreit waren, aber noch der größte Teil des Eises unaufgetaut blieb. Diese Manipulation wiederholte ich innerhalb zweier Stunden 7mal und übergoß

dann die Eier mit Flußwasser. Innerhalb 9 Tagen zeigte sich keine Weiterentwicklung, ebensowenig nachdem ich die Eier getrocknet hatte.

Die ausgeführten Versuche lassen keinen sicheren Schluß zu, ob es möglich ist, die Eier durch Gefrierenlassen zur Entwicklung zu bringen. Aber soviel ist jedenfalls sicher, daß unter den in der freien Natur herrschenden Verhältnissen die Eier nicht durch Einfrieren zur Entwicklung gelangen können. Wenn ich einen Gedanken an die Betrachtung der Experimente mit Salzlösungen und tiefen Temperaturen anknüpfen darf, so ist es der folgende. In beiden Fällen wird konstatiert, daß die Eier in der Regel nach der Behandlung nicht zur Entwicklung kamen, daß ferner die Entwicklung durch nachfolgendes Trocknen nicht mehr herbeizuführen war, daß aber einzelne Eier, die lange der Einwirkung der Kälte oder der Salzlösung ausgesetzt waren, sich doch öffneten und Tiere zur Welt brachten, daß also auf einzelne Tiere die Salzlösung und das Gefrieren trotz längerer Einwirkung weniger schädigend wirkten als auf andere bei kürzerer Einwirkung. Es liegt nun nahe anzunehmen, daß durch den Wasserentzug, der in beiden Fällen eintreten mußte, die oben postulierte Ruheperiode hervorgerufen wurde; daß ferner beim Auftauen resp. Auswaschen die Tiere zum Leben kamen, daß aber das Leben, diesmal endgültig erlosch, weil die Schale nicht durch den Austrocknungsprozeß mechanisch verändert, aufgelockert war und geschlossen blieb. Diejenigen Tiere, die trotzdem zum Leben kamen, hätten das dem Umstand zu verdanken, daß ihre Schale a priori weniger stark ausgebildet war. Leider konnte ich diesen Gedanken nicht auf experimentellem Weg verfolgen und muß es einer späteren Zeit überlassen, auf meinen Anregungen weiter zu bauen.

7. Die ökologischen Bedingungen für das Vorkommen von Tanymastix lacunae (Guérin).

Ich bin mir klar bewußt, daß ich nur einen verschwindend kleinen Teil der Biologie von T. in den vorhergehenden Kapiteln habe darlegen können. Ich habe aus dem mannigfaltigen Gewirr der Erscheinungen diejenigen herausgegriffen, die sich auf die hervorstechendsten Eigenschaften des Branchiopoden beziehen,

und damit gewissermaßen ein paar Steinchen zu einem großen Mosaikbild zusammengetragen, die nun vielleicht die Umrisse dessen zu zeigen vermögen, was eigentlich hätte geschaffen werden sollen. Wenn ich es nun doch versuche, die ökologischen Bedingungen für das Vorkommen von T. zu zeichnen, so bin ich überzeugt, daß vielleicht die Hauptsache fehlt oder doch Punkte nicht berührt sind, die ebenso wichtig gewesen wären wie die unten angeführten. So kann ich fast keine Auskunft geben über die Beziehungen von T. zur Flora seines Wohnmediums, noch weniger Angaben bringen über den Chemismus des Wassers und des Bodens, der gewiß auch in engem Zusammenhang mit dem Vorkommen des Krebses steht. Meine Einsicht in das Getriebe der Tierwelt, deren Glied T. ist, stellt auch nur das Ergebnis eines tastenden Suchens dar. Aber das wenige, was ich hier am Schlusse meiner Arbeit sagen kann, mag doch ausgesprochen werden als ein Zeugnis der wunderbaren Harmonie, die alle Glieder einer Tiergemeinschaft aufs engste mit den Verhältnissen verbindet, unter denen sie ihr Dasein fristen.

Unter den Bedingungen, an die das Leben von T. gebunden ist, stehen an erster Stelle die orographischen und hydrographischen. Ich habe schon oben gezeigt, daß T. nur da sich erhalten kann, wo seine Eier Gelegenheit finden auszutrocknen, wo sie aber doch vor allzu starker Dürre geschützt sind. Es wird sich also nur um periodisch wiederkehrende Wasseransammlungen handeln können, deren Boden aber auch während der Trockenheit Pflanzenwuchs, Gras, Moos usw. trägt. Die Wasseransammlungen dürfen aber auch nicht zu kurzfristig sein. Die Dauer der Zeit, während welcher sie Wasser führen, muß so lang sein, daß T. die Geschlechtsreife erlangen kann und die abgelegten Eier noch etwa 1½ Monate lang vom Wasser bedeckt bleiben. Je nach der Temperatur einer solchen Wasseransammlung erreicht T. die Geschlechtsreife in 2—4 Wochen; rechnen wir für die Ablage einer genügenden Zahl Eier und für den notwendigen Aufenthalt unter Wasser noch 2 Monate, so ergibt sich daraus für die Zeit, während welcher das Gewässer mit Wasser gefüllt sein muß, die Zahl von 3 Monaten. Hält die Wasserfüllung länger an, um so besser.

Von großer Bedeutung ist für T. die Temperatur des Wassers. Niedere Temperaturen schaden zwar nicht viel, verlangsamen aber die Entwicklung und vermehren die Sterblichkeit. Temperaturen oberhalb 16° aber sind dem Krebs auf die Dauer unerträglich und wirken namentlich auf die jungen Tiere in kurzer Zeit tötlich. Ein Gewässer, dessen Temperatur schon früher als 1½ Monate nach dem Auftreten auf mehr als 16° steigt, ist deshalb für T. ungeeignet. Hohe Temperaturen fördern leicht die Fäulnis, die in periodischen Gewässern sowieso gerne auftritt. Eine Wasseransammlung, deren Temperatur dauernd nur wenig von 10° C abweicht, wird für T. am günstigsten sein.

Neben der Temperatur sind aber auch die im Wasser vorkommenden Organismen wichtig als Regler des Gasgehalts und als Nahrungslieferanten. Es werden zwar an den meisten Orten, wo zeitweise sich Wasser ansammelt, einzellige Algen auftreten, ihre Zahl wird aber um so größer sein, wenn der Untergrund ein Acker- oder Wiesenboden ist, d. h. ein Boden, in welchem die Keime aller dieser Pflanzen die Trockenheit gut überstehen können. Auch Moosrasen auf dem Untergrund kann nur zur Hebung des Sauerstoffgehaltes und zur Eindämmung der Fäulnis dienen.

Als ein wichtiger Bestandteil der Lebensgemeinschaft, in der T. die Hauptrolle spielt, müssen die übrigen Tiere gelten. In erster Linie gilt als Bedingung für das Vorkommen von T. die Abwesenheit von Feinden, die dank ihrer Größe und Schnelligkeit, man denke etwa an Fische, die Krebse arg dezimieren müßten, ja deren Bestand in kurzer Zeit vernichten würden. Sie sind schon durch die Periodizität des Gewässers ausgeschlossen. Andere Feinde, wie Schwimmkäfer und Insektenlarven, kommen weniger in Betracht, da ihre Zahl in einem regelmäßig austrocknenden Tümpel nie allzu groß werden dürfte, wenn dieser Tümpel nicht etwa gerade in der Nähe eines anderen liegt, den diese Tiere regelmäßig bewohnen. Detritusfresser, Rotatorien, Ostrakoden usw. können insofern günstig wirken, als durch die Tätigkeit dieser Organismen die Tierleichen weggeschafft werden, die das Wasser sonst verpesten würden. Daneben säubern Organismen wie Cyclpos, Daphnia oder überhaupt pelagische Tiere das Wasser zwar auch

von der Bakterienflora, tragen aber auch dazu bei, T. den Nahrungserwerb zu erschweren, indem sie zum Teil wenigstens sich von denselben Substanzen ernähren wie der Branchiopode. Das Vorkommen solcher Organismen, z. B. Cyclops, hängt aber zum großen Teil von denselben klimatischen Bedingungen ab wie dasjenige von T., so daß ein Gewässer, in dem Cyclops leicht und gut gedeiht, wenn es nur die Temperaturbedingungen erfüllt, genügend Pflanzenwuchs zeigt und regelmäßig eintrocknet, sofern die Zeit, während der es Wasser führt, nicht zu kurz ist, auch als passender Aufenthaltsort für T. angesehen werden kann. Felsvertiefungen können unmöglich als Ort für das Vorkommen von T. gedacht werden, da in ihnen während des Sommers (bei mitteleuropäischem Klima) die Wärme und Trockenheit die Eier von T. unbedingt vernichten müßten. Es ist darum nicht angängig anzunehmen, daß Linné mit seinem Cancer stagnalis unsere Spezies gemeint habe, indem er von Cancer stagnalis ausdrücklich betont, daß er in Felsvertiefungen in der Nähe von Upsala vorkomme. Als Aufenthaltsort für T. können nur solche Tümpel in Betracht kommen, die im Frühjahr oder Herbst erscheinen und infolgedessen die Temperaturbedingungen erfüllen, deren ökologischer Zustand überhaupt den im Eichener See herrschenden Verhältnissen in sehr hohem Maße ähnlich ist, genügt doch gerade das von mir untersuchte Gewässer in einer sehr vollkommenen Weise den Bedingungen, die ich eben entwickelt habe.

D. Zusammenfassung der Resultate.

Am Schlusse meiner Arbeit angelangt, möchte ich nochmals allen denjenigen meinen herzlichen Dank aussprechen, die mir ihre Mithilfe zuteil werden ließen und durch ihr reges Interesse meine Arbeit förderten. Vor allen anderen gilt mein Dank meinem verehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. F. Zschokke. Wo immer er konnte, stellte er mir die Hilfsmittel des von ihm geleiteten Instituts in einer wahrhaft freigebigen Weise zur Verfügung. Die Resultate, die ich im folgenden in einigen Sätzen zusammenfasse, mögen bezeugen, daß seine Mühe nicht vergeblich gewesen.

1. Das periodische Auftreten des Eichener Sees ist eine Folge des geologischen Aufbaues des östlichen Dinkelbergs. Es erklärt sich aus der Undurchlässigkeit der Schichten des mittleren Muschelkalks und der weitgehenden Verkarstung des Hauptmuschelkalks[1]).

1) S. die Anmerkung S. 5.

2. In der Zusammensetzung der Fauna des Eichener Sees prägt sich der Charakter des Gewässers mit aller nur wünschbaren Deutlichkeit aus. Neben den eulimnetischen Crustaceen, deren Bestand durch Dauerstadien gesichert ist, finden wir in erster Linie Vertreter der Moos- und Bodenfauna, in zweiter Linie Tiere, die wie die Insekten bei jedem Auftreten des Eichener Sees denselben wieder neu besiedeln.

3. Die Anpassung an die Lebensbedingungen des austrocknenden Gewässers erreicht ihren Höhepunkt in dem Phyllopoden Tanymastix lacunae (Guérin).

4. Die Orientierung der Schwimmbewegungen von T. ist unter normalen Umständen unabhängig vom Licht; sie ist eine Folge der vom Körperbau bedingten statischen und dynamischen Momente.

5. Bei den Larven von T. ist während der ersten Lebenstage ein scheinbarer Geotropismus zu konstatieren, der sich durch die geringe Wirkung der Fortbewegungsorgane im Dunkeln und den beschleunigenden Einfluß des Lichtes erklären läßt.

6. Oberhalb 16° zeigt T. negativen, unterhalb 9° positiven Thermotropismus, im Zwischengebiet findet keine thermotropische Reaktion statt.

7. Durch ungünstige Umstände, mechanische und chemische Reizung, Fäulnis, zu hohe Temperatur, schroffen Wechsel der Lichtintensität usw. wird bei T. positiver Phototropismus ausgelöst, der sich in der Annahme der Normalstellung und der Flucht gegen die Lichtquelle äußert.

8. Die frisch ausgeschlüpften Larven von T. zeigen unter allen Umständen die von Franz als »Schwärmbewegung« bezeichnete phototropische Reaktion.

9. Die phototropischen Reaktionen lassen sich durch die Theorie von Loeb gar nicht, durch diejenige von Radl nur zum Teil erklären. Verständlich werden sie nur, wenn man sie als Fluchtreflexe auffaßt, die im Freileben dann zur Geltung kommen, wenn die Tiere geeignetere Lebensbedingungen aufzusuchen veranlaßt werden.

10. Die Ruderbewegungen von T. sind in hohem Grade von den äußeren Umständen abhängig.

11. Das Licht beschleunigt dieselben um so mehr, je jünger die Tiere sind und je höher die Temperatur ist, bei der dasselbe auf die Tiere einwirkt.

12. Mit dem Eintritt der Geschlechtsreife hört der Einfluß des Lichtes auf die Ruderbewegungen auf.

13. Die Wirkung des Lichtes fängt ungefähr bei 8° C an sich bemerkbar zu machen.

14. Für jede Temperatur und jedes Alter existiert eine kleinste Lichtintensität, die unter den betreffenden Umständen die größte Beschleunigung hervorruft, die »kritische Intensität«.

15. Die kritische Intensität nimmt mit fallender Temperatur und steigendem Alter entsprechend der möglichen Beschleunigung ab. Gleichsinnig mit ihr verschiebt sich die absolute Größe der Ruderfrequenz.

16. Diese Erscheinungen, unter dem Namen »Photokinetischer Effekt« zusammengefaßt, wurden durch die hypothetische Forderung eines lichtempfindlichen Stoffes, mit bestimmten Eigenschaften auf ein einheitliches Prinzip zurückgeführt. Der Stoff muß ein Glied der Kette bilden, die zwischen dem Perzeptionsorgan, dem Medianauge, und den Ruderfüßen die Verbindung herstellt.

17. Der Sauerstoffgehalt des umgebenden Mediums hat nur einen geringen Einfluß auf die Ruderbewegungen von T.

18. Die Bewegungsfrequenz wird durch sehr hohen und sehr niedrigen Sauerstoffgehalt erhöht.

19. Großen Einfluß auf die Frequenz der Ruderbewegungen übt dagegen die Viskosität des Wassers aus. Die Ruderbewegung wird mit abnehmender Viskosität schneller, und zwar soviel, daß aus der Viskositätsänderung, die durch Erhöhung der Temperatur des Wassers um 10° erreicht wird, ein »Zähigkeitsfaktor« von der Größe 1,23 resultiert.

20. Temperaturzunahme steigert die Geschwindigkeit der Ruderbewegung.

21. An der Temperaturkurve der Ruderbewegung lassen sich 3 Teile, die Auslösungsphase (0—9°), die optimale Phase (9—16°) und die schädigende Phase (oberhalb 16°) unterscheiden.

22. In der Auslösungsphase findet eine stetige Zunahme des Temperaturkoeffizienten statt. Die Werte des Koeffizienten schwanken zwischen 1 und 3,7 (korrigierte Werte).

23. In der optimalen Phase sind die Temperaturkoeffizienten konstant. Der unkorrigierte Mittelwert beträgt 1,51, der korrigierte, d. h. durch den Zähigkeitsfaktor dividierte 1,23.

24. In der Schädigungsphase schwanken die Temperaturkoeffizienten zwischen 2,5 und 1,1 (Korr.).

25. Die van 't Hoffsche Regel trifft für keinen Teil der Temperaturkurve zu.

26. Die Auslösungsphase ist gekennzeichnet durch das allmähliche Auftauchen der Lebensfunktionen. Hiefür stellt der photokinetische Effekt ein typisches Beispiel dar.

27. Die Grenzen der optimalen Phase stimmen mit den Temperaturgrenzen desjenigen Gebietes überein, in dem T. keine thermotropische Reaktion zeigt.

28. Die Konstanz des Temperaturkoeffizienten spricht dafür, daß in ihrem Bereich durch die Temperatursteigerung nur geringe Änderungen hervorgerufen werden.

29. Die absolute Größe des für die optimale Phase geltenden Temperaturkoeffizienten läßt vermuten, daß die Änderung der Ruderfrequenz, resp. die ihr entsprechende Änderung der Reaktionsgeschwindigkeit im Organismus, auf rein physikalische Ursachen zurückgeführt werden muß. Der erwähnte Koeffizient ist mit dem Viskositätsfaktor 1,23 identisch.

30. Die optimale Phase stellt das Temperaturgebiet dar, in dem bei T. alle Lebensprozesse zur vollen Geltung gelangen, ohne daß zu hohe Temperatur das Tier schädigt. Unterhalb der optimalen Phase sind die Lebensbedingungen ungünstiger, oberhalb ist das Leben auf die Dauer unmöglich.

31. Die Eier von T. entwickeln sich nur nach erfolgter Kopulation.

32. Nach der Kopulation treten sie in das Eisäckchen, werden dort befruchtet, erhalten eine doppelte Schale und werden nach 48 Stunden abgelegt.

33. Die Form der Eischale ist das Produkt einer Kompression, als deren Ursache nur ein osmotischer Druck in Betracht kommen kann.

34. Durch Nahrungsentzug werden kleine Eier hervorgebracht. Diese leisten entsprechend ihrem kleineren Radius der Deformation größeren Widerstand und behalten daher ihre Form bei. Solche runde Eier finden sich auch ausnahmsweise in der freien Natur.

35. Eier mit nur halb ausgebildetem Rand stellen eine Zwischenstufe zwischen den normalen und den runden dar.

36. Nach der Ablage müssen die Eier noch mindestens einen Monat unter Wasser liegen bleiben, um später durch Trocknen zur Weiterentwicklung angeregt zu werden.

37. Eier, die nicht der Trockenheit ausgesetzt waren, entwickeln sich nicht weiter.

38. Eine Trockenzeit von 4 Tagen genügt, um die Weiterentwicklung hervorzurufen.

39. Das Aufklaffen der Eischalen und das Zerreißen der Embryonalhülle ist die Folge eines im Innern des Eis wirksamen osmotischen Drucks, dessen Höhe 22—30 Atm. beträgt.

40. Dieser hohe osmotische Druck ist die Folge des im Eisäckchen herrschenden Druckes.

41. Die Tiere verlassen die Eischale in die Embryonalhülle wie in einen Sack eingeschlossen. Diese Hülle zeichnet sich durch Semipermeabilität und hohe Elastizität aus.

42. Eier, die auf dem Wasser schwimmen, entwickeln sich nicht. Diese Erscheinung ist auf eine abtötende Wirkung des Sauerstoffs der Luft zurückzuführen.

43. Bei sehr geringem Gehalt der Umgebung an Sauerstoff findet ebenfalls keine Entwicklung der Eier statt. Die Eier werden aber durch den Sauerstoffmangel nicht getötet.

44. In destilliertem oder Leitungswasser entwickeln sich die Eier nicht. Vielleicht fehlt hier zur Entwicklung die ionisierende Wirkung der im Wasser gelösten Stoffe.

45. In Salzwasser von höherer Konzentration als 0,2% entwickeln sich die Eier nicht. Sie gehen in Salzwasser von mehr als 1% Gehalt bald zugrunde.

46. Weder durch Behandlung mit Salzwasser noch durch Einfrieren lassen sich die Eier unter Umgehung der Austrocknung zur Entwicklung bringen. Nur in sehr seltenen Ausnahmefällen setzt die Entwicklung unter den angedeuteten Verhältnissen doch ein.

47. Der Grund für diese Erscheinung ist das Fehlen eines der Trocknung entsprechenden Prozesses, der nicht nur das nötige Ruhestadium hervorruft, sondern auch gleichzeitig die Schale lockert.

48. Die ökologischen Bedingungen für das Vorkommen von T., die sich aus den biologischen Eigenheiten der Spezies ergeben, decken sich fast vollkommen mit den im Eichener See herrschenden Verhältnissen. Der Eichener See stellt demnach einen geradezu idealen Aufenthaltsort für Tanymastix lacunae dar.

E. Literaturverzeichnis.

1. Abonyi, Sandor (Alexander): A leveleslábú rákok életmodja és a Limnadia lenticularis magyarországi elöfordulása. (Die Lebensweise der Phyllopoden und das Vorkommen von Limnadia lenticularis in Ungarn.) Allatt. Közlem. 9/1910.
2. Abonyi, Sandor (Alexander): A Branchipus-peték kikelése sós vízzel voló kezelésre. (Die Entwicklung der Branchipuseier bei Behandlung mit Salzwasser.) Allatt. Közlem. 9/1910.
3. Abonyi, Sandor (Alexander): Az Apusok és Branchipusok phototropismusarol. (Über Phototropismus bei Apus und Branchipus.) Allatt. Közlem. 9/1910.
4. Abonyi, Sandor (Alexander): Experimentelle Daten zum Erkennen der Artemiagattung. Ztschr. wiss. Zool. 1915, Bd. 114.
5. Baird, W.: Monograph of the family Branchipodidae.... Proc. Zool. Soc. London, 1852, Part. 20.
6. Baur, E.: Über die chemische Theorie der lebendigen Substanz. Biol. Zentralbl. 1898, Bd. 18.
7. Bethe, A.: Über die Erhaltung des Gleichgewichts, I. u. II. Mitteilung. Biol. Zentralbl. 1894, Bd. 14.
8. Bethe, A.: Notizen über die Erhaltung des Körpergleichgewichts schwimmender Tiere. Festschr. f. R. Hertwig, 1910, Bd. 3.
9. Blackmann, F. F.: Optima and Limiting factors. Annals of botany. 1905, Vol. 19.
10. Bohn, G.: Sur le phototropisme des artiozoaires supérieures. Paris. C. R. de l'Acad. des Sc. Vol. 137, 1903.

11. Bohn G.: Théorie nouvelle du phototropisme. Ibid. 1904, Vol. 139.
12. Bohn, G.: l'Anhydrobiose et les tropismes. Ibid. 1904, Vol. 139.
13. Bohn, G.: l'Influence des variations du degré de pureté de l'eau sur le phototropisme. C. R. Soc. Biol. 1905, Vol. 57.
14. Bohn, G.: Essais et erreurs dans les tropismes. Ibid. 1905, Bd. 57.
15. Bohn, G.: Des tropismes et des états physiologiques. Ibid. 1905, Vol. 57.
16. Bohn, G. Sur les courbures dues à la lumière. Ibid. 1906, Vol. 58.
17. Bohn, G.: Sur l'Adaptation des réactions phototropiq. Ibid. 1906, Vol. 58.
18. Bohn, G.: Le phototropisme de l'Acanthia lectularia Fabr. Ibid. 1906, Vol. 58.
19. Bräm: Mitteilung über den Einfluß des Gefrierens auf die Entwicklung tierischer Keime. 72. Jahresber. Schles. Ges. f. vaterl. Kultur. 1894.
20. Brauer, A.: Über das Ei von Branchipus Grubei. Abh. d. Kais. Akad. d. Wiss. Berlin, 1892.
21. Brauer, F. Beiträge zur Kenntnis der Phyllopoden. Sitzber. math. nat. kl. Kais. Akad. Wiss. Wien, 1872, Bd. 65 und 1877, Bd. 75.
22. Brauer, F.: Über Artemia u. Branchipus. Zool. Anz. 1886, Bd. 9.
23. Brauer, F.: Das organische Leben in periodischen Wassertümpeln. Ver. z. Verbr. naturw. Kenntn. Wien, 1891, Bd. 31.
24. Breckner, A.: Vorläufige Mitteilungen über experimentelle Untersuchungen an Artemia salina. Verh. Siebenbürg. Ver. f. Naturw. zu Hermannstadt, 1908, Bd. 58.
25. Breckner, A. Über den Einfluß von Salzlösungen auf niedere Krebse. Schr. nat. Ver. Schleswig-Holstein, 1909, Bd. 14.
26. Buchholz, K. Branchipus Grubei v. Dyb. Schr. d. Kön. physik. ökonom. Ges. zu Königsberg, 1846. Bd. 5.
27. Buddenbrock, W. v.: Die Tropismentheorie von Jaques Loeb. Biol. Zentralbl. 1915, Bd. 35.
28. Chappuis, P. A.: Viguerella coeca... Revue suisse de Zool. 1916, T. 24.
29. Claus, C.: Zur Kenntnis des Baus und der Entwicklung des Branchipus stagnalis und Apus cancriformis. Abh. d. Kön. Ges. d. Wiss. zu Göttingen, 1873. Bd. 18.
30. Claus, C.: Untersuchungen über Organisation und Entwicklung von Branchipus und Artemia. Arb. zool. Inst. Wien und zool. Station Triest, 1886, Bd. 6.
31. Claus, C.: Über den feineren Bau des Medianauges der Crustaceen. Anz. K. Akad. Wiss. Wien, Math. nat. Kl. 1891, Bd. 28.
32. Claus, C.: Über die Wiederbelebung im Schlamme eingetrockneter Copepoden und Copepodeneier. Arb. zool. Inst. Wien und zool. Station Triest, 1895, Bd. 11.
33. Daday, E. v.: Übersicht der Branchipusarten Ungarns. Math. u. nat. Berichte aus Ungarn, 1886/87, Bd. 5.
34. Daday, E. v.: Monographie des Phyllopodes anostracées. Ann. des sc. nat. (zool.) 1910, Vol. 11 u. 12.
35. Daday, E. v.: Monographie des Phyllopodes Conchostraces. Ibid. 1915. Vol. 20.

36. Ditlevsen, H.: Versuche über das Verhältnis einiger Planktontiere gegenüber Licht. Skand. Arch. Phys. 1907, Bd. 19.
37. Dybowski, B. v.: Beitrag zur Phyllopodenfauna der Umgegend Berlins nebst kurzen Bemerkungen über Cancer paludosus Müll. Arch. f. Naturgesch. 1860, Bd. 16.
38. Fischer, A.: Wasserstoff- und Hydroxylionen als Keimungsreize. Ber. d. bot. Ges. 1907. Bd. 25.
39. Franz, V.: Einige Versuche zur Biologie der Fischlarven. Intern. Revue der ges. Hydr. und Hydr. 1909, Bd. 2.
40. Franz, V. Phototaxis und Wanderung. Ebenda. Bd. 3, 1910.
41. Franz, V.: Über die Bedingungen der Phototaxis bei freibeweglichen Tieren. Zentralbl. f. Physiol. 1910, Bd. 24.
42. Franz, V.: Beiträge zur Kenntnis der Phototaxis. Intern. Rev. d. ges. Hydr. u. Hydr. Biol. Suppl. 1911.
43. Franz, V.: Die phototaktischen Erscheinungen im Tierreich und ihre Rolle im Freileben der Tiere. Zool. Jahrb. Zoologie, 1913, Bd. 33.
44. Franz, V.: Einige biologisch-optische Probleme. Ztschr. f. Biologie, 1914, Bd. 64.
45. Graffenberger, L.: Versuche über die Veränderungen, welche der Abschluß des Lichts in der chemischen Zusammensetzung des tierischen Organismus und dessen N-Umsatz hervorruft. Arch. ges. Physiol. 1893, Bd. 53.
46. Gräter, E., Chirocephalus (Tanymastix) stagnalis im südl. Schwarzwald. Int. Rev. ges. Hydr. ... Biol. Suppl. 1911.
47. Gräter. E., Tanymastix lacunae Guérin in einem schweizerischen Gewässer. Revue suisse de Zool. 1915, Bd. 22.
48. Groom, Th. T. u. Loeb, J.: Der Heliotropismus der Nauplien von Balanus perforatus und die periodischen Tiefenwanderungen pelagischer Tiere. Biol. Zentralbl. 1890, Bd. 10.
49. Groom, Th. T. u. Loeb, J.: Nachtrag hierzu. Ebenda.
50. Grube, E.: Bemerkungen über Phyllopoden. Arch. f. Naturgesch. 1853, Bd. 19.
51. Guérin-Meneville, M.: Iconographie du règne animal. Londres 1839—44.
52. Gurney, R.: Tanymastix stagnalis and its occurence in Norway. Intern. Rev. d. ges. Hydr. u. Hydr. Biol. Suppl. 1914.
53. Hamburger, H. J.: Méthode pour évaluer la pression osmotique de très petites quantitées de liquide. C. R. Soc. Biol. 1906, T. 58.
54. Hertel, E.: Über Beeinflussung des Organismus durch Licht, speziell durch die chemisch wirksamen Strahlen. Ztschr. allg. Physiol. 1904, Bd. 4.
55. Hertwig, O. Über den Einfluß der Temperatur auf die Entwicklung von Rana fusca u. Rana esculenta. Arch. f. mikr. Anatomie, 1897, Bd. 51.
56. Heß, C. v. Über den Lichtsinn in der Tierreihe Sitzungsber. Phys.-Med. Ges. Würzburg 1910.

57. Heß, C. v., Experimentelle Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinns. Arch. ges. Phys. 1911, Bd. 142.
58. Heß, C. v., Experimentelle Untersuchungen über den angeblichen Farbensinn der Bienen. Zool. Jahrb. Zool. 1913, Bd. 34.
59. Heß, C. v., Eine neue Methode zur Untersuchung des Lichtsinnes bei Krebsen. Arch. f. vergl. Ophthalmologie, 1913, Bd. 4.
60. van 't Hoff, J. H.: Vorlesungen über theoretische und physikalische Chemie. Braunschweig, 1898.
61. Holmes, J. S.: Phototaxis in the Amphipoda. Amer. Journ. of. Physiol. 1901. Vol. 5.
62. Holmes, J. S.: Description of a new species of Eubranchipus from Wisconsin with observations on tis relation to light. Trans. Wisconsin Acad. 1909, Vol. 16.
63. Holmes, J. S.: The tropismes and their relation to more complex modes of behavior. Bull. Wisconsin Nat. Hist. Soc. 1912, Vol. 10.
64. Hütte, Akademischer Verein, E. G., Des Ingenieurs Taschenbuch. Berlin, 1911.
65. Jost, L.: Über Reaktionsgeschwindigkeit im Organismus. Biol. Zentralbl. 1906, Bd. 26.
66. Kanitz, A.: Arbeiten über die R. G. T.-Regel bei Lebensvorgängen. Ztschr. f. Elektrochemie, 1907, Bd. 13.
67. Kanitz, A.: Der Einfluß der Temperatur auf die pulsierenden Vakuolen der Infusorien und die Abhängigkeit biologischer Vorgänge von der Temperatur überhaupt. Biol. Zentralbl. 1907, Bd. 27.
68. Kanitz, A.: Bezüglich der gleichgrundlegenden Bedeutung extrem hoher Temperaturkoeffizienten für das Entstehen und die Dauer des Lebens. Ztschr. f. Biologie, 1909, Bd. 52.
69. Kanitz, A.: Weitere Beiträge zur Abhängigkeit der Lebensvorgänge von der Temperatur. Ztschr. f. physik. Chemie, Jubelband Arrhenius 2, 1910, Bd. 70.
70. Kanitz, A.: Temperatur u. Lebensvorgänge. Die Biochemie in Einzeldarstellungen. Berlin 1915, Bd. 1.
71. Knierer, F.: Vom Eichener See. Monatsbl. d. Bad. Schwarzwaldvereins, 1899.
72. Knierer, F.: Ein Gang durch die Erdmannshöhle bei Hasel. Ebd. 1900.
73. Knierer, F.: Noch etwas vom Muschelkalk. Ebd. 1900.
74. Kohlrausch u. Holborn, L. Leitvermögen der Elektrolyte. Leipzig 1898.
75. Laloy, L.: Der Scheintot und die Wiederbelebung als Anpassung an die Kälte und an die Trockenheit. Biol. Zentralbl., 1900, Bd. 20.
76. Landolt u. Börnstein. Physikalisch-chemische Tabellen. Berlin, 1905.
77. Lilljeborg, V.: Synopsis Crustaceorum Suecicorum Ordinis Branchiopodorum et Subordinis Phyllopodorum. Nova acta Regiae societatis scientiarum Upsaliensis, 1877.
78. Linné, K.: Systema naturae. Stockholm 1760.
79. Linné, K.: Fauna suecica. Stockholm 1761.

80. Loeb, J. Der Heliotropismus der Tiere und seine Übereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen. Würzburg. 1890.
81. Loeb, J.: Über künstliche Umwandlung positiv heliotropischer Tiere in negativ heliotropische und umgekehrt. Arch. ges. Phys. 1903, Bd. 54.
82. Loeb, J.: Über Erregung von positivem Heliotropismus durch Säure, insbesondere Kohlensäure, und von negativem Heliotropismus durch ultraviolette Strahlen. Ibid. 1906. Bd. 115.
83. Loeb, J.: Über den Temperaturkoeffizienten für die Lebensdauer kaltblütiger Tiere und über die Ursachen des natürlichen Todes. Ibid. 1908. Bd. 124.
84. Loeb, J.: Über Heliotropismus und die periodischen Tiefenbewegungen pelagischer Tiere. Biol. Zentralbl. 1908. Bd. 28.
85. Loeb, J.: Die Tropismen. In Handbuch der vergl. Physiologie, herausg. v. H. Winterstein. Jena, 1910.
86. Mc Ginnis, M. O.: Reactions of Branchipus serratus to light, heat and gravity. Journ. Exp. Zool. 1911, Vol. 10.
87. Müller-Pouillet. Lehrbuch der Physik, Bd.1, 1906.
88. Mrazek, A.: Die Schwimmbewegungen von Branchipus und ihre Orientierung. Biol. Zentralbl. 1912, Bd. 33.
89. Nitsche, H.: Über die Geschlechtsorgane von Branchipus Grubei v. Dyb. Ztschr. wiss. Zool. Suppl. 1875, Bd. 25.
90. Ostroumoff, W.: Über die Bedeutung des osmotischen Drucks beim Ausschlüpfen des Nauplius aus dem Ei von Artemia salina. Kazani 1901. (Nicht erhältlich.)
91. Ostwald, Wolfg.: Zur Theorie des Planktons. Biol. Zentralbl. 1902, Bd. 22.
92. Ostwald, Wolfg.: Zur Lehre von Plankton. Nat. Wochenschr. 1903, Bd. 18.
93. Ostwald, Wolfg.: Über eine neue theoretische Betrachtungsweise in der Planktologie, insbesondere über die Bedeutung des Begriffs der »innern Reibung« für dieselbe. Forschgs. Berichte v. Plön, 1903, Bd. 10.
94. Ostwald, Wolfg. Theoretische Planktonstudien. Zool. Jahrb. Systematik, 1903. Bd. 18.
95. Ostwald, Wolfg.: Zur Theorie der Richtungsbewegungen schwimmender niederer Organismen. Arch. ges. Phys., 1903, Bd. 95.
96. Ostwald, Wolfg.: Zur Theorie der Schwebevorgänge sowie der spez. Gewichtsbestimmung schwebender Organismen. Arch. ges. Phys. 1903, Bd. 94.
97. Pearse, A. S.: Observations on the behavior of Eubranchipus dadayi. Bull. Wisconsin nat. hist. soc. 1912, Vol. 10.
98. Peter, K.: Der Grad der Beschleunigung tierischer Entwicklung durch erhöhte Temperatur. Arch. Entw. mech. Bd. 20, 1906.
99. Pflüger, E.: Über den Einfluß des Auges auf den tierischen Stoffwechsel. Einleitung zur folgenden Abhandlung (s. Platen), Arch. ges. Phys. 1875, Bd. 11.
100. Pictet, A. A propos des tropismes. Bull. soc. vaudoise des sc. nat. 1915. Vol. 50/51.

101. Pictet, A.: Les réactions des insectes vis à vis de la lumière. Bull. Inst. National Genevois, 1915, Vol. 42.
102. Platen, O. v.: Über den Einfluß des Auges auf den tierischen Stoffwechsel. Arch. ges. Phys. 1875, Bd. 11.
103. Puetter, A.: Temperaturkoeffizienten. Ztschr. allg. Phys., 1914, Bd. 16.
104. Quincke, H.: Über den Einfluß des Lichtes auf den Tierkörper. Arch. ges. Phys., 1894, Bd. 57.
105. Radl, E. Untersuchungen über den Phototropismus der Tiere. Leipzig 1903.
106. Radl, E.: Über einige Analogien zwischen der optischen und statischen Orientierung. Arch. f. Anatomie u. Physiologie, Phys. Abt. 1905.
107. Radl, E.: Einige Bemerkungen und Beobachtungen über den Phototropismus der Tiere. Biol. Zentralbl. 1906., Bd. 26.
108. Rose, M.: Sur quelques tropismes. C. R. Acad. des Sc. Paris, T. 150.
109. Schaeffer, J. C.: Apus pisciformis insecti aquatici species noviter detecta..., Norimbergae 1752.
110. Schaeffer, J. C.: Der fischförmige Kiefenfuß in stehenden Wassern um Regensburg. Regensburg 1754.
111. Spangenberg, F.: Zur Kenntnis von Branchipus stagnalis. Ztschr. wiss. Zool., Suppl. 1875. Bd. 25.
112. Trausche, N. v.: Studien über Temperaturwirkungen auf Daphnia magna, mit besonderer Berücksichtigung der Anpassungserscheinungen. Arch. ges. Phys. 1913, Bd. 153.
113. Verworn, W.: Allgemeine Physiologie, Jena 1897.
114. Winterstein, H.: Wärmelähmung und Narkose. Ztschr. allg. Phys. 1905. Bd. 5.
115. Wolf, E.: Fortpflanzungsverhältnisse der einheimischen Copepoden. Zool. Jahrb. 1905, Bd. 22.
116. Wolf, E.: Die geographische Verbreitung der Phyllopoden. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1908.
117. Wolterek, R.: Über Funktion, Herkunft u. Entstehungsursachen der sog. »Schwebefortsätze« pelagischer Cladoceren. Zoologica, 1913, Heft 67.
118. Yerkes, R. M.: Reaktions of entomostraca to stimulation by light. (II. Reactions of Daphnia and Cypris) Amer. Journ. of Physiol. Vol. 4.
119. Zograf, N. v. Phyllopodenstudien. Z. wiss. Zool., 1907, Bd. 86.
120. Zschokke, F.: Die Tierwelt der Umgebung von Basel nach neueren Forschungen. Verh. nat. Ges. Basel 1917, Bd. 28, 2. Teil.

Curriculum vitae.

Am 27. März 1893 wurde ich, Robert Traugott Müller, als Sohn des verstorbenen Robert Müller, Lehrer von Basel und Siblingen (Kt. Schaffhausen), und der Elise, geb. Dalang, in Basel geboren. Von meinem 6. bis 10. Lebensjahre besuchte ich die Basler Primarschule. Im Jahre 1903 trat ich ins Basler Gymnasium ein und erwarb dort im Frühjahr 1911 das Reifezeugnis. Seither besuchte ich an der Universität Basel die Vorlesungen der Herren Dr. W. Bally, Dr. K. Bassalik, Prof. Dr. G. v. Bunge, Prof. Dr. F. Fichter, Prof. Dr. A. Fischer, Dr. R. Flatt, Prof. Dr. A. Hagenbach, Prof. Dr. F. Heman, Dr. C. v. Janicki, Prof. Dr. K. Joel, Prof. Dr. J. Kollmann, Dr. N. Lebedinsky, Prof. Dr. H. Rupe, Prof. Dr. G. Senn, Prof. Dr. O. Spieß, Dr. P. Steinmann, Prof. Dr. H. Veillon, Prof. Dr. F. Zschokke. Im Sommersemester 1913 bestand ich das Basler Mittelschullehrerexamen in den Fächern Zoologie und Botanik, Physik, Chemie und Pädagogik. Seit dem Wintersemester 1913/14 bin ich, vielfach durch Militärdienst behindert, unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. F. Zschokke mit der Abfassung der vorliegenden Dissertation beschäftigt.